Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstituts
und Museums A. Koenig in Bonn

Das Wasserspucken der Arten der Gattung *Colisa* (Pisces: Anabantidae) [1])

Von

JÖRG VIERKE

Inhalt

Seite

---

[1]) Gekürzte Fassung einer Dissertation der Math.-Nat. Fakultät der Rhein. Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn D 5.

Seite

I. Einleitung

a) Vorbemerkung und Zielsetzung

Im Herbst 1968 beobachtete ich bei einem ♂ des Zwergfadenfisches (*Colisa lalia*, Fam. Anabantidae), daß es mit Wassertropfen nach Beuteobjekten im Luftraum spuckte, die Tiere (Mückenlarven, Tubifex) auf diese Weise ins Wasser schwemmte und dann fraß. Ich hielt dieses Verhalten, das sehr stark an das Futterschießen des nicht mit *Colisa lalia* verwandten Schützenfisches *Toxotes jaculatrix* (Fam. Toxotidae) erinnerte, zunächst für eine individuelle Eigenart dieses Tieres. Diese Annahme beruhte u. a. auf der Tatsache, daß die Zwergfadenfische seit fast 70 Jahren zu den häufigsten Aquarienfischen gehören. Bis zu diesem Zeitpunkt jedoch war weder in der Fach- noch in der mir zugänglichen Liebhaberliteratur von wasserspuckenden *Colisa lalia* berichtet worden. Auch in der sehr ausführlichen, 500 Seiten starken Arbeit von Forselius (1957), die sich vorwiegend mit dem Verhalten von *Colisa lalia* beschäftigt, wird das Wasserspucken nicht erwähnt. Inzwischen kann ich zeigen, daß außer *Colisa lalia* noch einige andere, nahe verwandte Arten zum Beutespucken befähigt sind und das unter bestimmten Bedingungen auch regelmäßig tun. Daneben gibt es bei den Arten der Gattung *Colisa* auch einige andere Formen des Wasserspuckens, auf die später eingegangen wird.

In der vorliegenden Arbeit soll untersucht werden, bei welchen Anabantiden Wasserspucken auftritt, welche biologische Bedeutung es hat, welche Leistungen dabei erbracht werden, wie der Spuckerfolg gesichert und wie das Spucken ausgelöst wird. Auch die Frage der Mechanik des Wasserspuckens soll angesprochen werden. Weiterhin sollen Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen dem Wasserspucken der einzelnen Fadenfischarten dargestellt werden. Zum Schluß wird eine Hypothese aufgestellt, die das Entstehen des Spuckverhaltens bei den Anabantiden erklären könnte.

b) Danksagungen

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Professor Dr. Günther Niethammer für die Vergabe des Themas dieser Dissertation, für seine vielfältige Unterstützung und sein stetes Interesse am Fortgang dieser Arbeit. Herrn Professor Dr. Wohlfarth-Bottermann danke ich dafür, daß er mir die Arbeit am Lytax Analyser im Institut für Cytologie ermöglicht hat, die für meine Filmauswertung von großer Bedeutung war. Großen Dank für wichtige Hinweise schulde ich auch Frau Professor Dr. Zippelius und Herrn Dr. Rheinwald, dessen Hinweise vor allem für die Aufarbeitung des statistischen Materials wertvoll waren.

II. Material und Methode

a) Untersuchungsmaterial

Neben Angehörigen der Gattung *Colisa* hielt ich auch andere, nahe verwandte Arten, um Hinweise für die Gründe des Auftretens oder Nichtauftretens des Wasserspuckens zu erhalten. Ebenfalls zu Vergleichszwecken hielt ich verschiedene nicht verwandte Arten: Schützenfische der Arten *Toxotes jaculatrix* (3) und *T. chatareus* (1), sowie Arten aus den Familien Cichlidae und Poeciliidae.

Die Fische kamen zum überwiegenden Teil aus Zoohandlungen. Es handelte sich dabei größtenteils um Nachzuchttiere, bei den Arten *Belontia hasselti, Sphaerichthys osphromenoides, Toxotes jaculatrix* und *T. chatareus* um Importtiere aus den Herkunftsländern. Bei den Nachzuchttieren, speziell bei den *Colisa*-Arten, wurde Wert darauf gelegt, verschiedene Zuchtstämme einer Art zu erhalten. Genaue Angaben über die Zahl der gehaltenen Exemplare können bei einigen Arten nicht gegeben werden. Das gilt für die Arten, die ich selbst nachgezüchtet habe und von denen ich daher zeitweilig mehrere hundert Jungfische hatte. Aus räumlichen Gründen konnten jedoch nie mehr als etwa 15 voll ausgewachsene Exemplare einer Art gehalten werden. In Tab. 1 habe ich nur Arten der Familie Anabantidae aufgenommen, die mehr als drei Monate unter ständiger Beobachtung gehalten wurden. Die Arten der Gattungen *Colisa, Trichogaster, Belontia* und *Toxotes* habe ich 2 bis 4 Jahre ständig beobachtet.

Tabelle 1: Aufstellung der untersuchten Fische aus der Familie Anabantidae
+ Wasserspucken beobachtet — Wasserspucken nicht beobachtet

Unterfamilie	Gattung	Art	Anzahl	Spucken
Macropodinae	*Macropodus*	*opercularis*	2	—
		cupanus	3	—
	Belontia	*hasselti*	3	—
Sphaerichthyinae	*Sphaerichthys*	*osphromenoides*	3	—
Ctenopinae	*Trichopsis*	*pumilus*	viele	—
	Betta	*splendens*	viele	—
Osphroneminae	*Colisa*	*chuna*	viele	+
		fasciata	viele	+
		lalia	viele	+
		fasciata × *lalia*	viele	+
	Trichogaster	*leeri*	5	—
		trichopterus	5	+

Es gelang mir zweimal, *Colisa fasciata* ♀ mit *C. lalia* ♂ zu verpaaren. Ich konnte die hieraus hervorgegangenen Hybriden aufziehen und untersuchen (Vierke 1972). Die Fische entwickelten sich alle zu phänotypischen ♂, erwiesen sich aber als steril. Auch diese Tiere wurden im Hinblick auf ihr Spuckverhalten gründlich untersucht. Abb. 1 zeigt einen dieser Hybriden.



Abb. 1. *Colisa fasciata* × *lalia* — Hybride in Prachtfärbung. Photo: J. Vierke (Mit freundlicher Genehmigung des Kosmos-Verlages aus „aquarien magazin" 1972, Heft 4).

b) Haltung der Fische

Folgende Aquarien standen mir zur Verfügung: Jeweils eines mit den Maßen (in cm) 120 × 50 × 40, 80 × 40 × 35, 50 × 28 × 25, 40 × 25 × 20, zwei Aquarien 100 × 50 × 25, sowie acht Becken mit den Ausmaßen 44 × 24 × 24 und zehn Becken 38 × 20 × 18. Die Schützenfische und die *Trichogaster*-Arten konnten für längere Zeit nur in den größeren Aquarien gehalten werden. Die Arten der Gattung *Colisa* wurden sowohl in den großen als auch in den kleinen Becken gehalten.

Die Behälter hatten einen Sandboden und waren zum größten Teil relativ dicht bepflanzt. Abgesehen vom größten Aquarium (120 × 50 × 40), in dem sich u. a. der 12 cm große *Toxotes chatareus* befand, wurden die Aquarien weder belüftet noch gefiltert. Das war nicht nötig, weil sie mit Rücksicht auf das zeitweilige Territorialverhalten der Fische nur mit relativ wenigen Tieren besetzt waren. Zudem veratmen die Anabantiden wegen ihres akzessorischen Atemorgans auch zusätzlich atmosphärische Luft. Alle Behälter waren mit elektrischen Regelheizern ausgerüstet, die — von Ausnahmen abgesehen — die Wassertemperatur konstant auf 26° C hielten. Die Aquarien wurden täglich 14 bis 15 Stunden beleuchtet. Als Wasser wurde normales Leitungswasser benutzt, dessen Gesamthärte zwischen 15° und 18° dGH schwankte.

Die Fische wurden vorwiegend mit Trockenfutter, Kleinkrebsen, Tubifex und verschiedenen Mückenlarven gefüttert, die Schützenfische zusätzlich auch mit kleinen Fleisch- und Fischstückchen.

c) Beobachtungsmethoden

Für genaue Analysen des Spuckvorganges waren Filmaufnahmen notwendig. Ich machte die Aufnahmen zunächst mit meiner Super 8-Filmkamera (Porst reflex Z, 18 Bilder/sec), später mit einer 16 mm Filmkamera (Paillard Bolex, Aufnahmen

mit 24, 36 und 48 Bildern/sec), die mir freundlicherweise vom Museum Alexander Koenig, Bonn, zur Verfügung gestellt wurde. Ich stellte von spuckenden Fischen insgesamt 110 m Super-8-Film und 150 m 16-mm-Film her. Zur Auswertung wurde außerdem ein 21 m langer 16-mm-Film des Instituts für den wissenschaftlichen Film, Göttingen, hinzugezogen (Colisa lalia [Anabantidae], Beutespucken. E 1674). Dieser Film wurde im Auftrag von Dr. Lüling und mir von einem meiner Zwergfadenfische hergestellt.

Ich erhielt für meine Filmauswertung insgesamt 236 Spuckakte von *Colisa* — Arten. Auf die einzelnen Arten verteilen sie sich folgendermaßen: *C. lalia* 49, *C. fasciata* 125, *C. chuna* 25, *C. fasciata* x *lalia* 37. Zu Vergleichszwecken filmte ich außerdem das Beutespucken von *Toxotes chatareus* auf 16 mm-Film.

Die Auswertung der Super 8 Filme erfolgte mit meinem Einzelbildbetrachter (Hähnel Vb 200), die Auswertung der 16 mm-Filme mit dem Lytax Analyser im Institut für Cytologie, Bonn. Ich stellte von einer Vielzahl der Einzelbilder umrißgetreue Zeichnungen her, die als Grundlage für die weitere Auswertung dienten.

Neben der Filmauswertung wurden auch Experimente angestellt, um z. B. die Ermüdung der Spuckbereitschaft oder die Abhängigkeit des Wasserspuckens von verschiedenen Faktoren festzustellen. Die Voraussetzungen für die verschiedenen Versuche und die dabei angewandten Methoden waren recht unterschiedlich. Daher halte ich es für angebracht, darauf erst bei der Besprechung der einzelnen Versuche einzugehen.

d) *Definitionen*

In der Arbeit kommen einige Begriffe und Abkürzungen vor, die hier erläutert werden sollen.

Einzelspucker — ein Spucktropfen, der durch Zusammenpressen der Kiemendeckel aus dem Maul herausgepreßt wird

Spuckakt — eine Salve, die sich aus 1 bis 13 schnell aufeinanderfolgenden Einzelspuckern zusammensetzt

Spuckfrequenz — Anzahl der Einzelspucker in der Sekunde

Spuckhöhe — die größte Höhe über der Wasseroberfläche, die ein Einzelspucker erreicht

ES — Einzelspucker
MW — Mittelwert
n — Anzahl
s — Standardabweichung
sec — Sekunde
chi^2 — Prüfgröße des chi^2-Testes
t — Prüfgröße des Student-Testes

Die ethologischen Termini sollen hier nicht näher erläutert werden. Ich benutze sie weitmöglichst im Sinne von Lamprecht (1971). Abkürzungen, die in den Abbildungen vorkommen, sind dort erklärt.

III. Beutespucken der Colisa-Arten

Die *Colisa*-Arten können Beutetiere oder Futterteilchen, die wenige Zentimeter über der Wasserfläche sind, gezielt mit Wassertropfen anspukken und ins Wasser schwemmen (Beutespucken). Diese Form des Wasserspuckens war bei vertrauten Fischen unter bestimmten Voraussetzungen leicht durch Vorhalten einer Beute oder einer Beuteattrappe auszulösen. Es war bei ihnen wesentlich leichter auszulösen als bei meinen Schützenfischen.

Ich konnte diese Art des Beuteerwerbs bei allen drei von mir untersuchten Arten der Gattung *Colisa (C. lalia, C. chuna, C. fasciata)* und bei *Trichogaster trichopterus* beobachten und, abgesehen von *T. trichopterus,* auch filmen. Das Beutespucken trat sowohl bei ♂ als auch bei ♀ auf. Im Spuckverhalten der Geschlechter konnten keine Unterschiede festgestellt werden. Die intensiv von mir beobachteten *C. fasciata* (4 ♂, 5 ♀) waren ohne Ausnahme Beutespucker. Von den 16 *C. lalia* (10 ♂, 6 ♀), die ich ununterbrochen über einen längeren Zeitraum beobachten konnte, trat das Beutespucken bei 12 Tieren (9 ♂, 3 ♀) auf.

Der Begriff „Fadenfisch" wird im Deutschen nicht immer einheitlich verwendet. Oft werden darunter die Arten der beiden verwandten Gattungen *Colisa* und *Trichogaster* zusammengefaßt. Ich möchte darunter im folgenden nur die Arten der Gattung *Colisa* verstehen. Zum Spuckverhalten von *Trichogaster trichopterus* läßt sich trotz des nur geringen Beobachtungsmaterials sagen, daß es sich — wenn überhaupt — nur unwesentlich von dem der *Colisa*-Arten unterscheidet. Auf einige Gemeinsamkeiten werde ich im folgenden hinweisen.

a). Ergebnisse der Filmauswertung

Spuckakt. Wenn ein Fadenfisch auf eine Überwasserbeute aufmerksam geworden ist, schwimmt er meist zunächst an die Wasserfläche und nähert sich dem Objekt, wobei er oftmals mit der Maulspitze ununterbrochen Kontakt mit der Wasserfläche hält. Das Spucken findet immer direkt an der Wasseroberfläche statt, wobei die Maulöffnung meist mit der Wasserfläche in Kontakt ist oder etwas aus dem Wasser herausragt Der Kopf wird beim Wasserspucken jedoch nie weiter als bis zum vorderen Augenrand aus dem Wasser herausgesteckt.

Es werden normalerweise während eines Spuckaktes, der nur höchstens zwei Sekunden dauert, mehrere schnell aufeinanderfolgende Spucktropfen abgegeben, die im folgenden ES (Einzelspucker) genannt werden sollen. Die Anzahl der ermittelten ES pro Spuckakt, die zwischen 1 und 13 schwankt, ist der Tabelle 2 zu entnehmen. Die ES folgen in Bruchteilen von Sekunden aufeinander. Dennoch sind selten mehr als 1 oder 2 zur

Tabelle 2: Die Anzahl der Einzelspucker pro Spuckakt

Zahl der ES	Zahl der ES pro Spuckakt (Beutespucken) in %		
	C. lalia	*C. fasciata*	*C. fasciata* × *lalia*
1	8	20	—
2	17	20	17
3	20	22	—
4	8	19	—
5	14	9	28
6	5	3	17
7	11	3	15
8	14	3	7
9	—	1	7
10	3	—	—
11	—	—	3
12	—	—	3
13	—	—	3
14	—	—	—
Gesamtzahl der Spuckakte:	36 (= 100 %)	88 (= 100 %)	29 (= 100 %)

gleichen Zeit zu sehen, da sie wegen der geringen Höhe, die sie erreichen, sehr schnell wieder ins Wasser zurückfallen.

Die Auswertung der Filme ergab, daß das Wasser für die ES durch die Kiemenöffnungen aufgenommen wird. Das wird durch Aufnahmen bewiesen, bei denen zu sehen ist, daß der Fisch sein Maul während eines aus mehreren ES bestehenden Spuckaktes ununterbrochen aus dem Wasser gesteckt hat. Für jeden ES muß neues Wasser aufgenommen werden. Dabei werden die Kiemendeckel weit abgespreizt (Abb. 2 a). Wenn der Fisch sie dann kräftig zusammenpreßt, wird das Wasser aus der geöffneten Maulöffnung und aus den Kiemenöffnungen wieder herausgedrückt (Abb. 2 b). Es ist nicht genau festzustellen, wie groß der Anteil des Wassers ist, der wieder aus den Kiemenöffnungen herausgepreßt wird. Sicherlich ist es wesentlich weniger als die Menge des aus dem Maul herausgedrückten Wassers, da es gegen den Druck des umgebenden Wassers ausgepreßt werden muß. Dagegen hat das aus der Maulöffnung kommende Wasser keinen entsprechenden Widerstand zu überwinden. Infolge der Düsenwirkung des Mauls werden die ES als Strahl ausgepreßt, nehmen aber als Folge der Kohäsion nach kurzer Zeit Tropfenform an. Die mehr oder weniger kugelförmigen Tropfen sind auf vielen Einzelbildern der Fil-

me deutlich abgebildet. Das gilt auch für Filme, deren Einzelbilder mit $^{1}/_{30}$ sec aufgenommen wurden und bei denen eigentlich mit Bewegungsunschärfe gerechnet werden müßte. Da die Tropfen sich am Gipfel ihrer Flugbahn relativ langsam bewegen, treten dort keine Unschärfen auf. Das trifft besonders für nahezu senkrecht abgegebene Spucktropfen zu. Aus solchen Abbildungen läßt sich relativ einfach das Volumen eines ES ermitteln. Es liegt für ein 5 cm großes *C. lalia* ♂ bei 0,15 cm^3.

Die von mir beobachteten Spuckakte der *Trichogaster trichopterus* glichen prinzipiell in jeder Hinsicht den eben beschriebenen. Auch sie bestanden aus bis zu 10 ES, die in Abständen von ungefähr $^{1}/_{4}$ sec aufeinanderfolgten. Auch in der Spuckmechanik besteht kein Unterschied zu den Arten der Gattung *Colisa*.



Abb. 2. Wasserspuckendes *C. lalia* ♂. Abstand von Bild zu Bild $^{1}/_{20}$ sec. (Die Bilder stammen aus einem Film des „Institut für den wissenschaftlichen Film".)

a) Ansaugen des Wassers durch die Kiemenöffnungen durch Abspreizen der Kiemendeckel
b) Auspressen des Spuckwassers (ES) durch Zusammenpressen der Kiemendeckel
c) Der Tropfen hat getroffen und fällt ins Wasser zurück
d) Durch Abspreizen der Kiemendeckel wird erneut Wasser für den nächsten ES angesogen

Spuckfrequenz. Genaue Angaben über die Schnelligkeit, mit der die ES eines Spuckaktes aufeinanderfolgen, also zur Spuckfrequenz (ES/sec), werden nur durch die Einzelbildauswertung der Filmaufnahmen möglich. Dabei hat sich gezeigt, daß es eine Beziehung zwischen der Spuckfrequenz und der Art sowie dem Alter des Fisches gibt (Abb. 3). In geringem Maße hängt die Spuckfrequenz auch von der Stimmung des Fisches ab. Bei der Beurteilung der Graphik ist zu beachten, daß die eingetragenen Werte Mittelwerte sind. Die einzelnen Linienzüge der verschiedenen Arten sind folgendermaßen gegeneinander gesichert: *Colisa chuna* gegen *C. fasciata* $P < 0{,}001$ (bei $n = 40$, $chi^2 = 255$), gegen *C. lalia* $P < 0{,}001$ (bei $n = 40$, $chi^2 = 646$). *C. fasciata* gegen *C. lalia* ist gesichert mit $P < 0{,}001$ (bei $n = 56$, $chi^2 = 247$). *C. lalia* ist gegen den Hybriden *C. fasciata* x *lalia* ebenfalls mit $P < 0{,}001$ gesichert (bei $n = 41$, $chi^2 = 93{,}11$). Dagegen läßt sich die Spuckfrequenz von *C. fasciata* gegen den Hybriden im gleichen Alter nicht sichern. — Es gibt demnach artbedingte Unterschiede in der Spuckfrequenz.

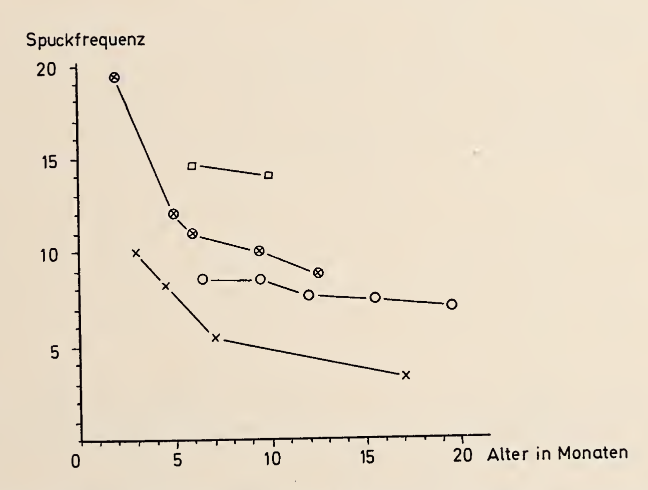


Abb. 3. Abhängigkeit der mittleren Spuckfrequenz (ES/sec) von Alter und Art der Fische. Bedeutung der Symbole: Kreuz = *Colisa lalia*, Kreis = *C. fasciata*, Kreuz-Kreis = *C. fasciata* × *lalia*, Quadrat = *C. chuna*.

Treffsicherheit. Zur Beurteilung der Effektivität des Beutespukkens sind Angaben zur Treffsicherheit der Fische erforderlich. Die diesbezüglichen Angaben können nur als Anhaltspunkte gelten, da die Versuchsbedingungen aus verschiedenen Gründen nicht genormt werden konnten. So mußte z. B. *C. fasciata*, um ihr Spuckverhalten überhaupt auslösen zu können, die Beute von vornherein 1—2 cm niedriger angeboten werden als den wesentlich spuckwilligeren Hybriden. Trotz dieser Ein-

schränkungen gibt die Tab. 3 Hinweise auf die Spuckerfolge der Tiere. In dieser Tabelle sind nur solche Spuckakte zusammengestellt, die bei der Filmanalyse im Hinblick auf die Treffsicherheit ausgewertet werden konnten. Es zeigt sich, daß die Fische in etwa der Hälfte der Spuckakte von vornherein nicht treffen konnten, da entweder kein erreichbares Ziel vorhanden war oder, noch häufiger, weil ihre Spuckkraft so gering war, daß die Tropfen das Ziel nicht erreichen konnten. In den Fällen, in denen Treffer möglich waren, haben die *C. lalia* meistens, *C. fasciata* und die Bastarde immerhin in etwa der Hälfte der Fälle ihr Ziel erreicht.

Tabelle 3: Die Treff-Erfolge einiger Arten der Gattung *Colisa* (nach Filmaufnahmen)

	Anzahl der Spuckakte		
	C. lalia	*C. fasciata*	*C. fasciata* × *lalia*
Treffer unmöglich			
a) kein Ziel oder Ziel war zu hoch	12	21	4
b) zu geringe Spuck-Kraft	20	34	1
Treffer möglich			
a) Fehlschuß	5	32	16
b) Treffer	12	31	18
Summe	49	118	39

Maximale Spuckhöhe. Von großer Bedeutung für die Effektivität des Beutespuckens ist neben der Treffgenauigkeit die Weite bzw. die Höhe, die die ES erreichen. Ein Wert, der relativ leicht zu ermitteln ist, ist die maximale Spuckhöhe, die von einem Exemplar oder von einer Art erreicht wurde. Meine *C. lalia* erreichten dabei Werte zwischen 4 und 4,5 cm ($n = 6$, $chi^2 = 4{,}17$, $s = 0{,}207$), die *C. fasciata* zwischen 4 und 5 cm ($n = 6$, $chi^2 = 4{,}5$ $s = 0{,}447$), *C. chuna* etwa 3,5 cm und die Hybriden *C. fasciata* x *lalia* erreichten sogar Werte zwischen 5 und 7,8 cm ($n = 6$, $chi^2 = 6{,}12$, $s = 1{,}013$). Besonders auffallend sind dabei die Werte für die Hybriden, die weit über denen der Ausgangsarten liegen. Die Sicherung der Maximal-Spuckhöhe der Hybriden beträgt gegenüber den *C. fasciata* $0{,}001 < P < 0{,}01$, gegenüber *C. lalia* $P < 0{,}001$.

Winkel. Die Filmaufnahmen ermöglichten es, einige Winkel auszumessen (vgl. hierzu Abb. 4). Der Winkel α ist dabei von besonderer Be-

deutung. Er ist der Winkel zwischen der Längsachse des Fisches und der Richtung, in die der Tropfen abgeschossen wird. Leider ist dieser Winkel außerordentlich schwierig zu vermessen. Voraussetzung ist, daß der spukkende Fisch möglichst genau von der Seite gefilmt wurde, so daß seine Körperlängsachse mit der Bildebene zusammenfällt. Schon eine kleine Abweichung hiervon führt zu perspektivischen Verzerrungen, die eine genaue Ausmessung des Winkels verhindern. Zudem beschreibt die Flugbahn des Tropfens eine Wurfparabel, so daß eine genaue Ausmessung des Winkels α bei sehr flachen und zugleich nur mit geringer Kraft ausgestoßenen Spucktropfen unmöglich wird.

Der Winkel α ist infolge der Maulmorphologie der Fische bei kräftigem Spucken weitgehend konstant. Er liegt bei den *Colisa*-Arten um 160°. Wenn ein Fisch seine Spuckrichtung ändern will, kann er es nur durch eine Lageänderung seines Körpers erreichen. Das geschieht, indem er sich der Beute nähert oder sich von ihr entfernt oder indem er seine Körperachse steiler oder flacher stellt. Ein Maß für die Steilstellung der Körperachse ist der Winkel β . Wird er während eines Spuckaktes verändert, erhalten die ES dieses Spuckaktes jeweils eine etwas andere Flugrichtung. Auf diese Weise wird die Trefferwahrscheinlichkeit nach dem „Maschinengewehrprinzip" ganz wesentlich erhöht. Die Analyse der gefilmten Spuckakte ergab, daß die *Colisa*-Arten in 50 % der Fälle ihre Körperstellung während eines Spuckaktes deutlich verändern, in fast allen Fällen durch Stei-

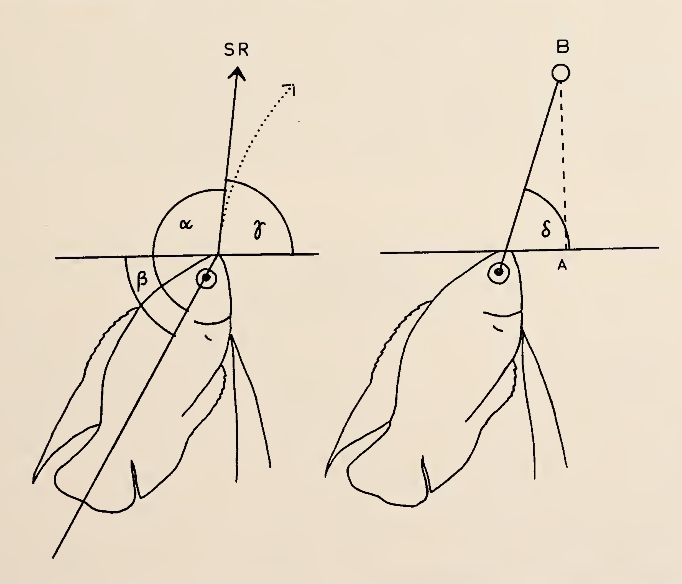


Abb. 4. Die Lage einiger Winkel beim Wasserspucken der *Colisa*-Arten. B: Beuteobjekt, SR: Spuckrichtung, gepunktete Linie: Flugbahn des Tropfens. Weiteres im Text.

lerstellen (Tab. 4). Es fällt dabei auf, daß *C. fasciata* besonders selten seine Körperachse veränderte, *C. lalia* dagegen oft. Das Verhalten der Hybriden war intermediär.

Als weiterer Winkel wurde der Winkel γ ermittelt, der ein Maß dafür darstellt, wie steil die Tropfen abgespuckt werden. Ein Ausmessen dieses Winkels erscheint nur dann sinnvoll, wenn der Fisch ihn auch wirklich frei wählen kann. Das ist nur dann der Fall, wenn ihm die Beute direkt von oben angeboten wird, so daß der Fisch auch die Möglichkeit hat, sie zu unterschwimmen. Unter diesen Versuchsbedingungen zeigte sich, daß Winkel zwischen 70° und 95° bevorzugt werden und daß in diesem Bereich auch die Treffer gehäuft auftreten (vgl. Tab. 5). Das gilt gleichermaßen für das Beutespucken der *C. fasciata, C. lalia* und der Hybriden.

Theoretisch haben genau senkrecht ausgestoßene Spucktropfen (also Winkel $\gamma = 90°$) die besten Trefferaussichten. Dann ist nämlich die Entfernung Fisch — Beute am geringsten, und die Spucktropfen können mit größter Kraft gegen das Ziel geschleudert werden. Dann ist außerdem die Flugbahn der Tropfen keine Parabel, sondern eine Gerade. Dieser Winkel wird offenbar deswegen relativ wenig benutzt, weil die wieder herunterfallenden Spucktropfen dann den Fisch oder seine unmittelbare Umgebung treffen und ihn daher beim Abspucken der nächstfolgenden ES stören würden.

Nur wenn der Fisch nahezu senkrecht unter der Beute steht, ist die Lichtbrechung an der Grenzfläche von Wasser und Luft weitgehend ausgeschaltet. Es muß daher für den Spuckerfolg vorteilhaft sein, wenn die Verbindungslinie Auge — Beute mit dem Wasserspiegel einen Winkel von angenähert 90° bildet. Diesen Winkel, der nicht mit dem Winkel γ übereinstimmt, nenne ich δ. Mit fortschreitender Abweichung des Winkels δ

Tabelle 4: Veränderung der Körperstellung (Winkel β) während eines Spuckaktes
(nach Filmaufnahmen)

Colisa-Arten	Anzahl der Spuckakte		
	steiler	flacher	unverändert
C. lalia	16	—	4
C. fasciata	11	1	28
C. chuna	1	—	3
C. fasciata × *lalia*	16	1	11
Zusammen	44	2	46

Tabelle 5: Häufigkeit des Winkels γ bei Futterangebot von oben (Treffer eingekreist)

Winkel γ°	*C. fasciata*	*C. lalia*	*C. fasciata × lalia*
130			
8			
6	I		
4	I		
2	I		
120			
8			
6			
4		I	
2			
110	I		
8			
6			
4	I		
2			
100	II		I
8		I	
6			II
4	I		ØII
2	ØII	Ø	III
90	Ø	ØØI	ØØII
8	ØØI	ØII	I
6	II	Ø	ØIIII
4	ØI	I	ØI
2	ØØI	II	ØØI
80	II	ØØI	ØIII
8	ØI		ØII
6	ØI	Ø	ØI
4	I	Ø	ØII
2	I		ØI
70	I	ØII	
8	Ø		
6	Ø		ØII
4	I	I	
2	II		I
60	I		
8	I		
6			I
4	I		
2	II		
50	I		
8	I		
6			
Mittelwerte für			
Spuckakte	83°	83°	84°
Treffer	82°	81,5°	81°

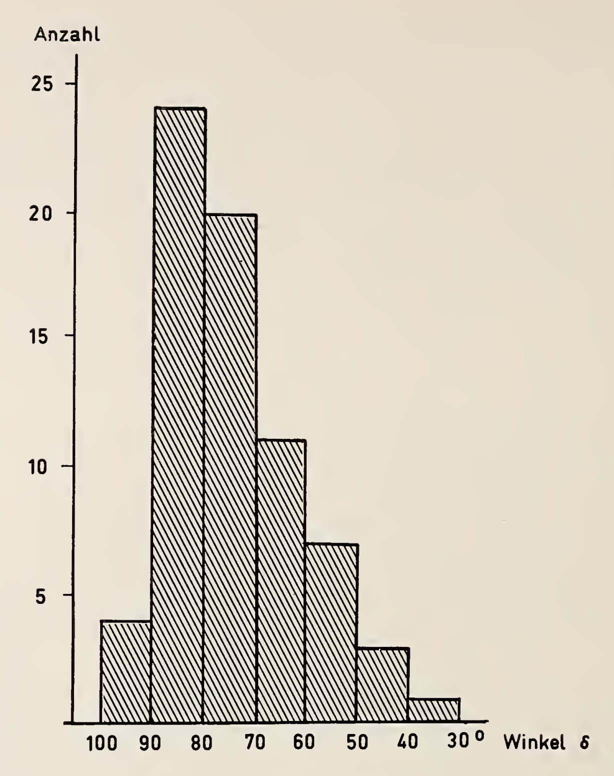


Abb. 5. Die Häufigkeit der Größen des Blickwinkels δ beim Beutespucken der *Colisa*-Arten.

von 90° erscheint das Beuteobjekt zunehmend unter einem falschen Winkel. Zudem erscheint es dem Fisch auch wesentlich höher über dem Wasser, als es tatsächlich der Fall ist. Bei einem Winkel $\delta = 85°$ liegt die Ablenkung nur bei 1°, bei Winkel $\delta = 65°$ beträgt die Ablenkung bereits 6° und bei einem Winkel $\delta = 45°$ sogar 13°. Die Ablenkung von 6° bei einem Winkel $\delta = 65°$ ist noch gering und dürfte wegen der kurzen Entfernung zur Beute die Trefferchancen kaum beeinträchtigen, zumal die Tiere meist mehrere ES unter verändertem Winkel γ abschießen. Dagegen erscheint ein Winkel $\delta = 45°$ wegen der bereits recht starken Lichtbrechung als ungünstig. Abb. 5 zeigt, daß die *Colisa*-Arten die Beute unter solchen Blickwinkeln kaum noch anspucken.

Abhängigkeit vom Alter der Fische. Die Spuckfrequenz nimmt bei allen Arten mit zunehmendem Alter ab (Abb. 3). Diese Abnahme ist in in den ersten Lebensmonaten besonders stark. Sie setzt sich aber bis ins hohe Alter fort.

Die größten *C. lalia*, die ich gehalten habe (Gesamtlänge um 4,2 cm), erreichten maximale Spuckhöhen von 4 bis 4,5 cm (Abb. 6). Die maximale Spuckhöhe entspricht bei dieser Art also ungefähr der Gesamtlänge der Tiere. Diese Angabe gilt auch für noch nicht ausgewachsene Fische. Bei einer 78 Tage alten *C. lalia* mit der Gesamtlänge von 30 mm maß ich eine maximale Spuckhöhe von 28 mm, bei einem 65 Tage alten, 28 mm langen Tier eine Höhe von 25 mm. Eine andere, ebenfalls 65 Tage alte *C. lalia* von nur 13 mm Gesamtlänge erreichte 15 mm Spuckhöhe. Das letzte Beispiel zeigt, daß die maximale Spuckhöhe in erster Linie von der Größe der halbwüchsigen Fische und nur indirekt vom Alter der Tiere abhängt. Es spricht jedoch vieles dafür, daß ausgewachsene Fische mit zunehmendem Alter nicht nur im Hinblick auf die Spuckfrequenz, sondern auch auf die maximale Spuckhöhe langsam nachlassen. Das würde bedeuten, daß junge, aber voll ausgewachsene Fadenfische am höchsten spucken könnten. Es kann nur vermutet werden, warum sie anschließend in ihrer Spuckleistung nachlassen: Mit zunehmendem Alter ändert sich langsam die Form des Maules. Während es bei jungen Fadenfischen relativ spitz ist, erscheint es bei älteren Tieren rund und abgestumpft. Vermutlich ist die Maulöffnung bei jüngeren Fischen enger als bei älteren, wodurch die Düsenwirkung stärker ist und damit auch die Geschwindigkeit, mit der das Wasser ausgespritzt wird.

Heterosis bei den Hybriden. Die Hybriden *Colisa fasciata* x *lalia* sind den Ausgangsarten in ihrem Spuckverhalten in mehrfacher Hinsicht überlegen. Ihre Spuckakte bestehen meist aus wesentlich mehr ES (Tabelle 2) und die Spuckfrequenzen sind besonders hoch (Abb. 3). Die maximalen Spuckhöhen der Hybriden sind im Vergleich zu den Ausgangsarten wesentlich größer (Abb. 6).

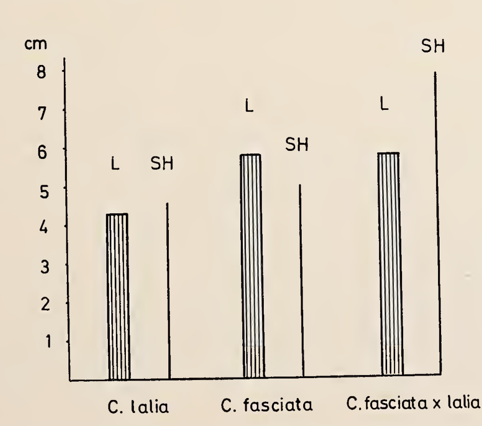


Abb. 6. Vergleich der größten Gesamtlänge (L, Körperlänge mit Schwanzflosse) mit den größten gemessenen Spuckhöhen (SH) der Arten.

Diese Fakten können nur als Heterosiseffekt gedeutet werden. Dazu kommt, daß das Spuckverhalten bei den Hybriden wesentlich leichter als bei den Ausgangsarten auszulösen ist und daß sich bei ihnen Ermüdungserscheinungen erst langsamer einstellen. Als weiteres Anzeichen für gesteigerte Spuckbereitschaft kann das frühzeitige Einsetzen des Spuckens bei den Jungfischen gewertet werden. Ich konnte es bei den Hybriden bereits im Alter von 42 Tagen beobachten, bei *C. lalia* im Alter von 65 Tagen, bei *C. fasciata* erst nach etwa 6 Monaten. Ich bin aber davon überzeugt, daß das Beutespucken bei *C. fasciata* unter geeigneten Umständen auch wesentlich früher einsetzen kann. Andererseits glaube ich nicht, daß die Werte für die Hybriden wesentlich unterschritten werden können, da es den Fischen mit abnehmender Körpergröße immer schwerer fallen dürfte, die Oberflächenspannung des Wassers zu überwinden, wie es für das Wasserspucken nötig ist.

b). Zusammenwirken verschiedener Ereignisse beim Spuckakt

An einigen Beispielen soll der zeitliche Ablauf der Spuckhandlung und das Zielen auf die Beute im Zusammenhang dargestellt werden. Zunächst sei ein auf 16 mm gefilmter Spuckakt eines Hybriden (Tab. 6, Abb. 7 und 8) gezeigt. Abb. 7 zeigt Nachzeichnungen nach den Einzelbildern des Films. Die Höhe der Beute über dem Wasserspiegel betrug 2,5 cm. In Abb. 8 ist der exakte zeitliche Ablauf dargestellt [1]). Diese Abbildung zeigt, daß die Abstände der ES recht unterschiedlich sind. Sie schwanken zwischen $^1/_8$ sec und $^1/_{16}$ sec. Man erkennt, daß die ES nach kurzer Anlaufphase (ES 1—3) sehr schnell aufeinanderfolgen (ES 3—5) und daß dann die Zeitabstände wieder größer werden. Die gleiche Beobachtung kann man an sehr vielen Spuckakten machen. Typisch ist außerdem, daß die größten Spuckhöhen ebenfalls erst nach einer Anlaufphase erfolgen und danach wieder zurückgehen. In diesem Fall ging die Spuckhöhe sogar langsamer als üblich zurück; das lag daran, daß der Fisch sich während des Spuckakts wesentlich steiler gestellt hat (Winkel β von 46° auf 72°, vgl. Tab 6). Das bewirkte infolge der weitgehenden Konstanz des Winkels α, daß die Tropfen zunehmend steiler abgespuckt wurden (Winkel γ von 56° auf 90°) und daher die Tropfen höher geschleudert werden konnten. Daß die Spuckhöhen dennoch zurückgingen, auch schon vor dem Erzielen der Treffer (ES 9 und 10), muß — in Verbindung mit der damit einhergehenden Vergrößerung des Zeitabstandes zwischen den einzelnen ES — als Ermüdungseffekt gedeutet werden. Ich glaube nicht, daß es sich dabei um eine Ermüdung handelt, die aus einer Triebreduzierung erfolgt. Vermutlich handelt es sich dabei um eine physische Erschöpfung. Ohne

[1]) Auf die Bedeutung der Schließbewegungen der Kiemendeckel vor Einsetzen des ersten ES werde ich später eingehen.

Tabelle 6: Spuckakt eines *C.-fasciata* × *lalia*-Hybriden (Gesamtlänge 4,5 cm) Auswertung eines 16-mm-Films. Höhe des Beuteobjekts: 2,5 cm über dem Wasserspiegel. Erklärung zu den Bemerkungen: T = Treffer, NT = Nichttreffer, k = zu kurz, sl = seitlich links vorbei, t = zu tief (Winkel γ).

Nr. ES	Spuckhöhe (cm)	Bemerkungen	Entfernung Fischmaul - Punkt A (in cm) [1]	δ°	β°	γ°
1	1,3	NT, k	1,3	65	46	56
2	1,9	NT, k	1,1	67	48	62
3	2,8	NT, sl	0,95	70	50	64
4	3,3	NT, sl	0,85	72	53	67
5	3,9	NT, sl	0,75	74	56	69
6	3,8	NT, sl	0,55	75	56	69
7	3,1	NT, t	0,3	80	58	70
8	3,1	NT, t	0,25	82	62	75
9	2,8	T	0,25	84	67	83
10	2,5	T	0,25	89	70	90
11	2	NT, k	0,1	90	72	90
12	1	NT, k	0	90	72	90

[1]) Punkt A ist der senkrecht unter der Beute liegende Punkt der Wasseroberfläche (vgl. Abb. 4).

Zweifel erfordern die Pump- und Preßbewegungen mit den Kiemendeckeln viel körperliche Kraft.

Die Analyse des Filmstreifens (vgl. Tab. 6) zeigt besonders deutlich, warum die ES 1 bis 8 und 11, 12 nicht treffen konnten. An diesem Beispiel ist gut zu sehen, wie der Fisch zielt und welche Reaktionszeiten dem Zielvorgang zugrunde liegen.

Die ES 1 und 2, sowie 11 und 12 waren mit einer Spuckhöhe von 1 bis 2 cm zu schwach. Die ES 3—6 flogen seitlich am Ziel vorbei (Abb. 7,4). Der Fisch schwimmt in dieser Phase näher an die Beute heran, ohne die Winkel β und γ wesentlich zu verändern ($\Delta\beta_{3;6} = 6°$, $\Delta\gamma_{3;6} = 5°$). Eine Änderung dieser Winkel war auch nicht erforderlich, vielmehr hätte der Fisch sich seitlich etwas verschieben müssen. Bei ES 7 stimmt nun die seitliche Verschiebung, aber durch das Heranschwimmen stimmen β und γ nicht mehr (Abb. 7,7). Somit treffen auch 7 und 8 noch nicht. Während der Zeitspanne ES 6—9 werden nun die Winkel β und γ verändert ($\Delta\beta_{6;9} = 11°$, $\Delta\gamma_{6;9} = 14°$). Nun sind die Korrekturen abgeschlossen und die ES 9 und 10 treffen das Objekt. Danach finden keine Lage- und Winkelveränderungen mehr statt, aber die ES 11 und 12 erreichen nicht mehr die erforderliche Höhe.

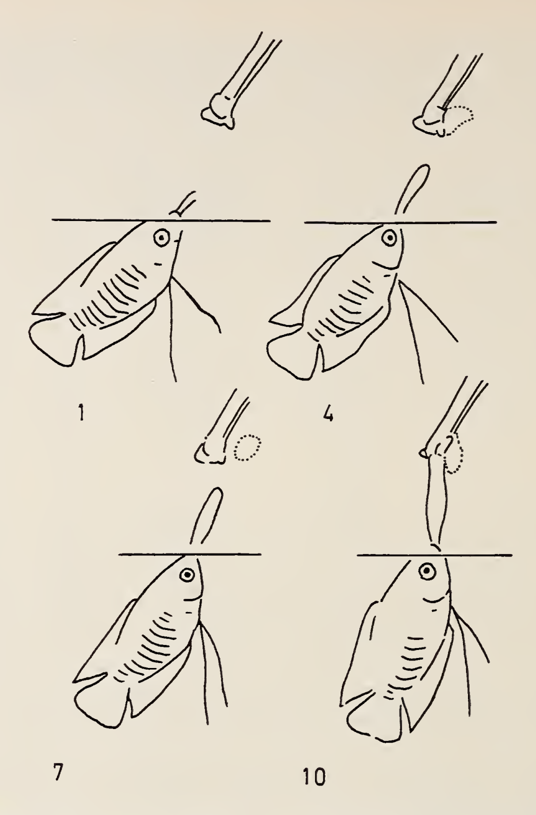


Abb. 7. Spuckakt eines *Colisia-fasciata* × *lalia*-Hybriden. Umrißgetreue Nachzeichnungen nach Filmeinzelbildern, wobei nur jeder 3. ES wiedergegeben wurde. Die gepunkteten Figuren markieren die Lage des betreffenden ES im Augenblick des kürzesten Abstandes zur Beute.

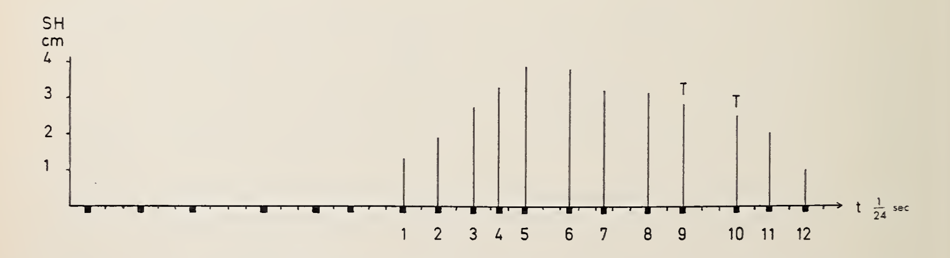


Abb. 8. Darstellung eines Spuckaktes eines *C.-fasciata* × *lalia*-Hybriden. Die kleinen Markierungen auf der Zeitachse stellen jeweils einen Zeitraum von $^1/_{24}$ sec dar. Die senkrechten Striche markieren den Anfang der ES und in ihrer Länge die Spuckhöhe. Schwarzes Quadrat unter Zeitkoordinate: Zeitpunkt des Schließbeginns der Kiemendeckel. T = Treffer.

Die Analyse dieses Spuckaktes spricht dafür, daß der Fisch seine Fehlschlüsse wahrgenommen und darauf sofort korrigiert hat, daß er sich also gewissermaßen an sein Ziel „herangespuckt" hat. Das setzt eine sehr kurze Reaktionszeit voraus. Sicher ist der „Moment" — die Zeit, die ein Lebewesen braucht, um sich eines Eindrucks auf seine Sinnesorgane bewußt zu werden — bei den Fadenfischen sehr kurz. Der Moment beträgt beim Menschen $^1/_{18}$ sec, beim Kampffisch (auch ein Anabantide) nach Brecher (1932) und Lissmann (1932) nur $^1/_{30}$ bis $^1/_{37,7}$ sec. Das bedeutet für den Kampffisch verglichen mit uns einen subjektiv langsameren Ablauf der Geschehnisse, also einen Zeitlupeneffekt. Somit sind sinnvolle Korrekturen während eines Spuckaktes offenbar durchaus möglich. Trotzdem ist das normalerweise nicht der Fall. Bei der Analyse der Spuckakte kommt man vielmehr zu dem allgemeinen Eindruck, daß seitliche Verschiebungen während des Spuckaktes wie im geschilderten Beispiel zu den Ausnahmen gehören. Damit hängt auch möglicherweise zusammen, daß der geschilderte Spuckakt mit 12 ES ungewöhnlich lang war (Tab. 2).

Im Normalfall erfolgt die seitliche Korrektur vor dem Beginn des Wasserspuckens durch binokulares Anvisieren des Objekts. Wenn der Fisch die Beute bei normaler Lage im Wasser mit beiden Augen gleich gut sehen kann, kann er sie beim darauffolgenden Spucken seitlich nicht mehr verfehlen. Diese Ausrichtung auf das Ziel ist also relativ einfach. Schwieriger ist dagegen das Anzielen in der Senkrechten, da hierbei die Lichtbrechung einzukalkulieren wäre. Diese Schwierigkeit wird sehr oft dadurch umgangen, daß der Fisch sich während des Spuckaktes steiler stellt und durch die dadurch hervorgerufene Streuwirkung der ES den Zielbereich abtastet.

Die beiden folgenden Beispiele zeigen, wie auf die eben beschriebene Weise Trefferfolge erzielt werden können. In einem Fall (Tabelle 7 a) traf der Fisch die Pinzette, die das Futter hielt, ca. 1,5 cm über der Beute. Das Futter wurde durch den an der Pinzette herunterlaufenden Wassertropfen ins Wasser geschwemmt. Im anderen Fall (Tabelle 7 b) traf der Tropfen erst, als er bereits wieder zum Wasser zurückfiel, also auf der abfallenden Seite der Wurfparabel. In beiden Fällen handelte es sich ganz sicher um Treffer, die nur durch die Streuung der ES im Zusammenhang mit dem Steilerstellen der Körperachse des Fisches möglich wurden. In einem Fall stellte sich der Fisch (Winkel β) um 23° steiler, im anderen Fall sogar um mehr als 30°. Die Tatsache, daß die Fische auf diese Weise treffen konnten, ist ein Hinweis darauf, daß sie die seitliche Korrektur schon vor Beginn des Spuckaktes vorgenommen hatten.

Tabelle 7: *Colisa lalia* (Alter 4,3 Monate) Analyse zweier erfolgreicher Spuckakte (nach Super 8-Film)

a) Höhe des Beuteobjektes (Tubifex an Pinzette) 1,2 cm

ES Nr.	Zeitdifferenz zu vorherigem ES (in sec)	Spuckhöhe in cm	Entfernung Fischmaul - Punkt A (cm) [1]	δ°	β°	γ°	Bemerkung
1	—	1,8	0,5	62	35	64	zu flach
2	0,111	2,7	0,7	60	44	73	traf Pinz. ca. 1,5 cm über der Beute
3	0,105	ca. 3	0,8	55	52	80	traf Pinz. ca. 1,5 cm über der Beute
4	0,105	ca. 3,3	1,1	50	56	86	zu steil
5	0,105	ca. 3,3	1,3	ca. 42	58	90	zu steil
6	0,133	ca. 3	1,7	ca. 36	58	90	zu steil

b) Höhe des Beuteobjektes (Tubifex an Pinzette) 2,2 cm

ES Nr.	Zeitdifferenz zu vorherigem ES (in sec)	Spuckhöhe in cm	Entfernung Fischmaul - Punkt A (cm) [1]	δ°	β°	γ°	Bemerkung
1	—	2	0,7	69	34	ca. 64	zu flach
2	0,154	2,2	1,1	65	44	ca. 75	zu flach
3	0,133	ca. 3,5	1,2	65	49	78	Treffer, mit fallendem Parabelteil
4	0,100	ca. 4	1,6	55	54	83	zu steil
5	0,111	ca. 4	1,9	53	ca. 68	99	zu steil
6	0,111	ca. 3	2,3	51	ca. 66	96	zu steil

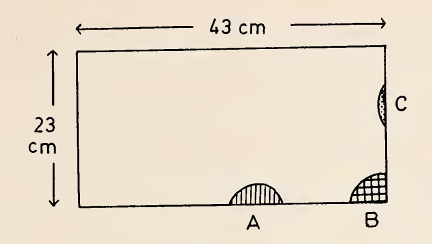
[1]) vgl. Tab 6

c). *Analyse der auslösenden Faktoren*

Zur Analyse der das Beutespucken auslösenden inneren und äußeren Faktoren sind verschiedene Versuche angestellt worden. Einige von ihnen sollen hier besprochen und gedeutet werden.

1. Versuche

Die Versuche 1 bis 3 wurden an maximal 3 *C. chuna* durchgeführt. Die Tiere befanden sich in einem kleinen Aquarium mit einer Grundfläche von 43 x 23 cm; die Wasserfläche war frei von Schwimmpflanzen. Den Fischen wurde Trockenfutter auf die Wasserfläche gegeben oder an die Innenseite der Scheiben in 5 bis 10 mm Höhe geheftet. Das Trockenfutter bleibt an der vorher angefeuchteten Scheibe kleben und trocknet meist



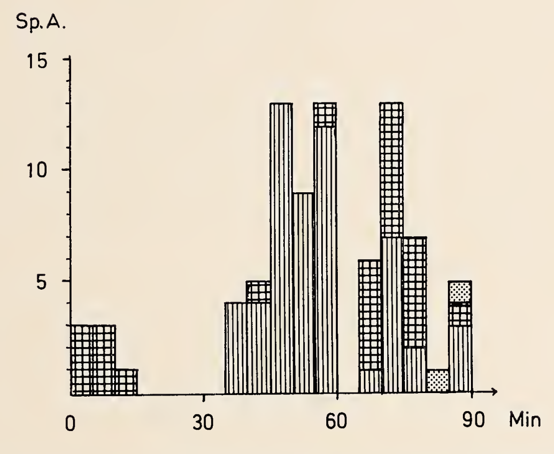


Abb. 9. Versuch 1: *C. chuna* ♂. Beutespucken. Die Höhe der Säulchen gibt die Anzahl der Spuckakte (Sp.A.) in jeweils 5 Min. wieder, ihre Schraffur den Ort, an dem das Wasserspucken stattfand (vgl. hierzu das Aquarium in Aufsicht mit den Futterplätzen A, B und C)

schnell an ihr an. Daher kann es bei der Befeuchtung durch die Spucktropfen erst nach und nach ins Wasser gespült werden. In den Protokollen wurde kein Unterschied zwischen erfolgreichen und erfolglosen Spuckakten gemacht.

Versuch 1 (Abbildung 9): Es wurde das Spuckverhalten eines einzeln gehaltenen *C. chuna* ♂ untersucht. Es blieb in der ersten halben Stunde ohne Futter. In den ersten 15 Min. spuckte es am Ort B, dem seit Wochen gewohnten Futterplatz. Nach 30 Min. wurde Trockenfutter an die Frontscheibe über der bisher noch ungewohnten Futterstelle A geklebt. Um den Fisch auf das angeheftete Futter aufmerksam zu machen, wurde zugleich eine geringe Menge Futter an der Futterstelle A direkt auf die Wasserfläche gegeben. Es dauerte gut 3 Minuten, bis sich das beunruhigte Tier wieder der Wasseroberfläche und dann dem neuen Futterplatz A genähert hatte. Dann fraß es aber sogleich das an der Oberfläche schwimmende Trockenfutter und begann wenig später mit dem Spucken

nach dem angeklebten Futter. Es spuckte kaum noch an der gewohnten, jetzt leeren Futterstelle B. Nach insgesamt 60 Versuchsminuten wurde an beiden Futterstellen Futter direkt ins Wasser gegeben, jedoch kein Futter mehr an die Scheiben geklebt. Der Fisch fraß sich sofort satt (zwischen 60. und 70. Min.), spuckte danach aber wieder mit alter Intensität weiter, obwohl noch erreichbares Trockenfutter gleicher Qualität direkt neben ihm auf der Wasserfläche schwamm. Seit der 75. Min. war der Fisch so satt, daß er das Futter zwar noch ins Maul nahm, es aber nicht mehr schluckte, sondern wieder ausspuckte. — Außerdem fällt auf, daß der Fisch seit der 65. Min. wieder an beiden Futterstellen spuckte.

Versuch 2 (Abbildung 10): Am folgenden Tag wurde zu dem *C. chuna* ♂ aus dem Versuch 1 (♂ B) ein ♀ (♀ B) und ein größeres und stärkeres *C. chuna* ♂ (♂ A) gesetzt. ♂ A beanspruchte gleich ²/₃ des Aquariums als sein Revier, während sich ♂ B mit dem restlichen Drittel zufriedengeben mußte. Das ♀ hielt sich fast ausschließlich im Revier des weniger aggressiven ♂ B auf.

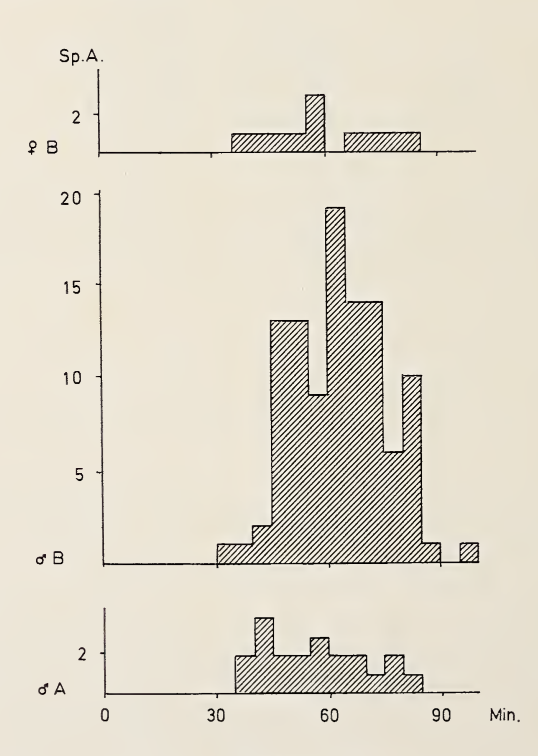
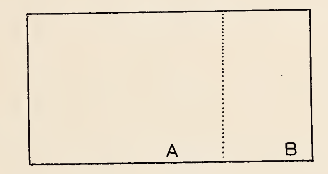


Abb. 10. Versuch 2: Anzahl der Spuckakte (Sp.A.) dreier hungriger *C. chuna* in jeweils 5 Min. nach an den Scheiben klebendem Trockenfutter. Beginn des Futteranbietens nach 30 Minuten.

Der Versuch begann um 17 Uhr. Die Fische hatten am Beobachtungstag noch kein Futter gehabt. In den ersten 30 Versuchsminuten blieben die Fische noch ohne Futter. Es war kein Wasserspucken zu beobachten. In der 30. Beobachtungsminute wurde über beide Futterstellen (A und B, vgl. Abb. 9) in 5 bis 10 mm Höhe Futter an die Scheiben geklebt. Diesmal wurde kein Futter direkt ins Wasser gegeben. Die Häufigkeit der nun folgenden Spuckakte ist dem Diagramm (Abb. 10) zu entnehmen. ♂ A spuckte nur an der Futterstelle A, ♂ B und ♀ B ausschließlich an der Futterstelle B.

Versuch 3 (Abb. 11): Dieser Versuch fand 3 Tage nach Versuch 2 statt. Der Verlauf der Reviergrenzen hatte sich nicht geändert. Wie in Versuch 2 wurde den noch hungrigen Fischen in den ersten 30 Versuchsminuten kein Futter gegeben. Wieder wurde in dieser Zeit nicht



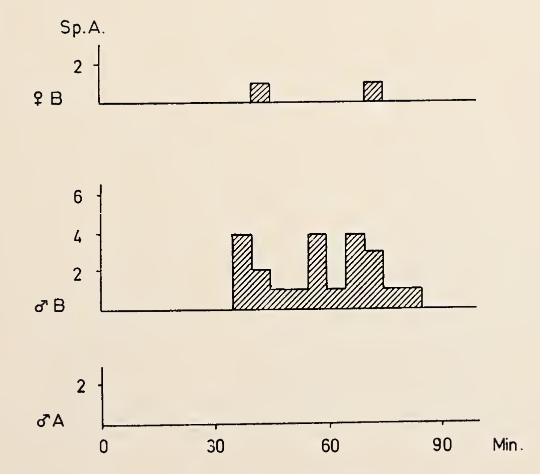


Abb. 11. Versuch 3: Anzahl der Spuckakte (Sp.A.) dreier gesättigter *C. chuna* in jeweils 5 Min. nach an den Scheiben klebendem Trockenfutter. Beginn des Futteranbietens nach 30 Minuten. Das Beutespucken in den Versuchen 2 und 3 war reviergebunden. Fisch A spuckte nur in Revier A, die Fische B nur im Revier B. Vgl. hierzu das Aquarium in Aufsicht (Größe 43×23 cm), gepunktete Linie: Reviergrenze).

gespuckt. Im Gegensatz zum vorhergehenden Versuch wurde in der 30. Min. das Futter nicht nur an die Scheibe geklebt, sondern auch reichlich direkt ins Wasser gegeben. Bereits 10 Min. nach der Futtergabe waren die Fische völlig gesättigt.

Versuch 4 (Abb. 12): Es soll gezeigt werden, wie groß die Spuckbereitschaft sein kann und wie schnell Ermüdungserscheinungen eintreten. Hier wird das Verhalten eines *Colisa-fasciata* x *lalia*-Hybriden dargestellt. Voraussetzung für diese Versuche sind handzahme Tiere. Damit die Versuche unter möglichst gleichbleibenden Bedingungen erfolgen konnten, wurden die Fische einzeln in ihren Becken gehalten. In regelmäßigen Abständen wurde eine Beuteattrappe (leere Pinzette) jeweils in genau gleicher Höhe (3 cm) über den Futterplatz gehalten, die dabei nur ganz langsam bewegt werden durfte. 5 Stunden vor dem Versuch und während des Versuchs wurde kein Futter gegeben. Die Attrappe wurde den Fi-

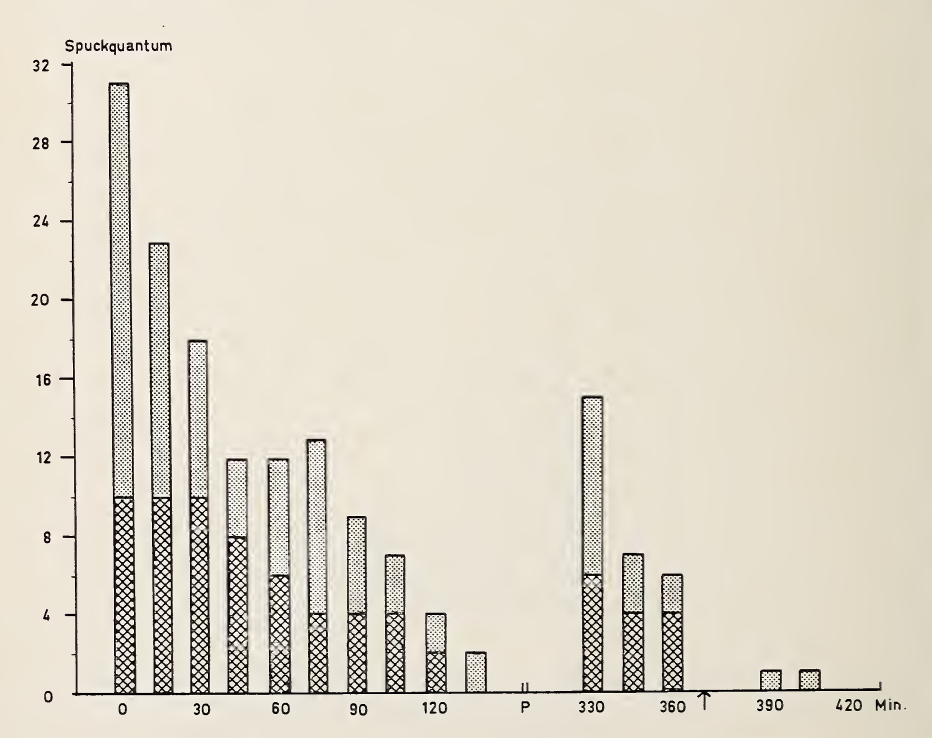


Abb. 12. Versuch 4: Hungriger *C.-fasciata* × *lalia*-Hybride. Ermüdungserscheinungen bei wiederholtem Spucken auf Beuteattrappe. Die Attrappe wurde im Abstand von 15 Min. jeweils für 2 Min. vorgezeigt. Nach 3stündiger Pause (P) wurde der Versuch wiederholt. Nach 360 Min. (Pfeil) konnte der Fisch sich sattfressen. Kreuz-Schraffen: Spuckakte, die Höhen von 2 cm erreichten (1 Spuckakt = 2 Spuckquanten). Raster: weniger intensive Spuckakte (1 Spuckakt= 1 Spuckquantum).

schen in gleichmäßigen Abständen von jeweils 15 Minuten für genau 2 Min. vorgehalten. Die daraufhin erfolgten Spuckakte wurden gezählt, wobei sie nach ihrer Intensität in zwei Gruppen eingeteilt wurden. Die Unterscheidung zwischen Spuckakten hoher und niedriger Intensität kann natürlich nur willkürlich sein. Die Beobachtungen hatten ergeben, daß die Fische bei großer spezifischer Handlungsbereitschaft Spuckakte mit einer großen Anzahl von ES abgaben und dabei relativ große Höhe erreichten. Da die Spuckhöhe am leichtesten zu messen war, wurde die Abgrenzung folgendermaßen vorgenommen: Diejenigen Spuckakte, bei denen mindestens ein ES 2 cm Höhe erreicht oder überschritten hatte, wurden als Spuckakte hoher Intensität von den anderen abgegrenzt. In Abb. 12 wurden die Spuckakte hoher Intensität (Kreuzschraffen) von denen mit niedrigerer (Raster) unterschieden. Damit die Höhe der Säulchen der tatsächlichen Spuckbereitschaft einigermaßen entspricht, habe ich in Abb. 12 die Spuckakte hoher Intensität im Vergleich zu denen mit niedrigerer Intensität doppelt bewertet (zwei „Spuckquanten").

Die Abb. 12 läßt deutlich erkennen, wie die Zahl der Spuckakte und ihre Intensität schnell nachlassen. Nach drei Stunden Pause wurde der Versuch wiederholt. Dieser Hybride erwies sich, verglichen mit Fadenfischen in entsprechenden, hier nicht dargestellten Versuchen, als besonders spuckfreudig. In der ersten halben Stunde des Versuchs trat sogar mehrmals in der Zeit zwischen den zweiminütigen Attrappendarbietungen Wasserspucken auf (in Abb. 12 nicht aufgeführt!). Das Tier spuckte an der Futterstelle, über der auch die Attrappendarbietungen erfolgt waren. Im weiteren Verlauf des Versuches, auch in der dreistündigen Pause, waren Spuckhandlungen ohne Attrappenangebot nicht mehr zu beobachten. Mit der 370. Versuchsminute wurde der Versuch abgebrochen; bzw. es wurden die Versuchsbedingungen geändert: Dem Fisch wurde so viel Futter gegeben, daß er sich völlig sattfressen konnte. Seit diesem Zeitpunkt setzte das Wasserspucken fast völlig aus, schneller, als es bei kontinuierlicher Fortsetzung des Versuchs zu erwarten gewesen wäre. In der 420. Minute war unter den Versuchsbedingungen (Beuteattrappe 3 cm hoch, nur langsam bewegt) keine Reaktion auszulösen. Daraufhin wurde die Attrappe um 1 cm gesenkt und etwas heftiger bewegt. Sofort begann das Tier wieder zu spucken (nicht im Diagramm angegeben!). Allerdings war die Intensität nur gering und ließ dann sehr schnell wieder nach.

Auch während des zweiminütigen Beutedarbietens hat der Fisch nicht mit gleichbleibender Intensität reagiert. Die Abb. 13 zeigt an einem Beispiel, wie die Spuckakte hoher und niedriger Intensität auf die zwei Versuchsminuten verteilt waren. Es wird sofort deutlich, daß die intensivsten Spuckakte sofort bei Erscheinen der Attrappe ausgelöst wurden und danach mit schnell abnehmender Intensität nur noch schwach reagiert wurde. Auch hierbei handelt es sich um Ermüdungserscheinungen.

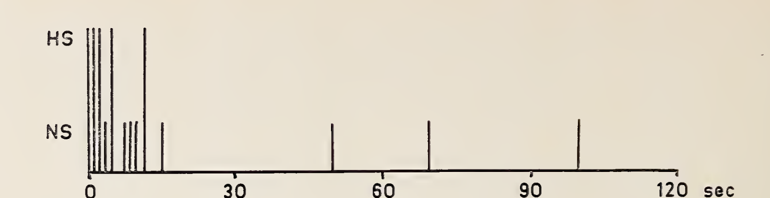


Abb. 13. *C.-fasciata* × *lalia*-Hybride. Beispiel für die Verteilung der Spuckakte während des 2minütigen Attrappendarbietens in Versuch 4. HS: Spuckakte, die Höhen von 2 cm erreichten; NS: Spuckakte, die niedriger als 2 cm blieben.

2. Auslösende Faktoren

Abhängigkeit von der Fluchtstimmung. Verhaltensweisen, die dem Nahrungserwerb und der Nahrungsaufnahme dienen, können bei den Fadenfischen wie wohl bei allen Tieren durch stärkere Fluchtstimmung inaktiviert werden. Aus diesem Grund konnte der Versuch 4 nur mit einem völlig handzahmen Tier gemacht werden. Die Fehlermöglichkeit, daß die Tiere durch den Experimentator geängstigt werden könnten, war in den Versuchen 1 bis 3 weitgehend ausgeschaltet. In den Versuchen 2 und 3 konnten dagegen innerartliche Auseinandersetzungen das Spuckverhalten beeinflussen. Wie auf S. 84 bereits angegeben, hatten die beiden ♂ eigene Reviere; das ♀ blieb, wie bei Fadenfischen üblich, ohne Revier und hielt sich im Territorium des ♂ B auf. Da das schwimmende Schaumnest das Zentrum der Reviere ist, wird die Wasseroberfläche von den Revierinhabern — gleich, ob bereits ein Nest besteht oder noch nicht — besonders heftig verteidigt. Daher wird kaum je ein ♂ in einem fremden Revier beutespucken. Die ♂ A und B spuckten daher grundsätzlich nur an den Futterstellen, die in ihrem Revier lagen.

Wenn man die ♀ nicht einzeln oder in sehr großen Aquarien hält, haben sie nur selten Gelegenheit, im Revier der ♂ zu spucken, da sie sich nicht ungestört an der Wasserfläche aufhalten können. Meist werden sie nur in Bodennähe geduldet. Das erklärt, warum zunächst nur beutespuckende ♂ beobachtet wurden. Die Abhängigkeit des Beutespuckverhaltens des ♀ vom Verhalten des ♂ zeigt der Versuch 2 (Abb. 10). Das ♀ konnte nur in den Augenblicken aktiv werden, in denen sich ♂ B, in dessen Revier es sich aufhielt, gerade von der Futterstelle entfernt hatte. Das erklärt, wieso das ♀ zur Zeit des Spuckmaximums des ♂ B (60. bis 65 Min.) nicht spucken konnte, und das Spuckmaximum des ♀ gerade in der Zeit lag, als das ♂ B relativ wenig spuckte (55. bis 60. Min.).

Abhängigkeit vom Hunger. Eine gewisse Abhängigkeit der Spuckbereitschaft vom Hungerzustand der Tiere ließe sich bei diesen Versuchen an verschiedenen Stellen zeigen. Besonders gut ist sie in den Ver-

suchen 2 und 3 zu erkennen. Diese Versuche unterscheiden sich nur dadurch, daß die Fische im einen Fall recht hungrig waren (Versuch 2, Abb. 10), im anderen Fall dagegen gesättigt (Versuch 3, Abb. 11). Im zweiten Fall war die Spuckbereitschaft viel geringer. Es zeigt sich hier aber, daß u. U. auch voll gesättigte Fische beutespucken. Das ♂ B spuckte, während 4 bis 5 mm neben seinem Maul das gleiche Futter in Mengen an der Wasserfläche schwamm.

Individuelle Unterschiede. Die Versuche 2 und 3 zeigen auch deutlich, welche großen individuellen Unterschiede in der Spuckbereitschaft auftreten können. Im Versuch 2 war das Verhältnis in der Anzahl der Spuckakte zwischen ♂ B : ♂ A wie 5 : 1. Das vollgesättigte ♂ A spuckte im Gegensatz zu ♂ B überhaupt nicht mehr (Versuch 3).

Anfangsreibung. In den Versuchen 1 und 2 wurde den hungrigen Tieren in der 30. Min. Futter an die Scheibe geklebt. Da sowohl der Hunger als auch der äußere Reiz (die Futtermenge) in der Folgezeit durch die geringen Spuckerfolge etwas zurückgehen, müßte man annehmen, daß in den ersten Minuten am intensivsten gespuckt wird und daß die Intensität dann langsam zurückgeht. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Fische brauchen erst eine Anlaufzeit (♂ B in Versuch 2 30 Min.), bis die größte Spuckbereitschaft gezeigt wird. Das entspricht nicht der in der Ethologie üblichen Regel, nach der sich die spezifische Handlungsbereitschaft in Abhängigkeit von der Zeit der letzten Auslösung des Verhaltens erhöht. In diesem Fall muß anscheinend erst eine gewisse Anfangsreibung überwunden werden, bis das Verhalten in voller Intensität ablaufen kann. Andere Versuche ergaben, daß das Überwinden der Anfangsreibung nicht von Spuckerfolgen abhängig ist. Man kann diese Erscheinung daher nicht als Lerneffekt oder Selbstdressur deuten.

Die Anfangsreibung tritt noch in einem anderen Zusammenhang auf. Man kann grundsätzlich sagen, daß das Beutespucken sich desto leichter auslösen läßt, je häufiger die Fische vorher schon gespuckt haben[1]). Das bedeutet, daß das Erstauslösen des Spuckverhaltens am schwierigsten ist. Es ist nur bei Hunger und optimalem Auslöser möglich. Nach einigen Wiederholungen ist dieses Verhalten bald sehr leicht auszulösen[2]). Das bedeutet für die Fische, daß sie unter Aquarienverhältnissen manchmal nie oder erst in relativ hohem Alter zu „Beutespuckern" werden, weil sich dort die Gelegenheit zum Erstauslösen u. U. nur sehr selten ergibt. Der Zeitpunkt des erstmaligen Spuckens hängt also nicht mit Reifungsvorgän-

---

[1]) Das gilt allerdings nur unter der Voraussetzung, daß die einzelnen Spuckakte nicht so schnell aufeinanderfolgen, daß Ermüdungserscheinungen wirksam werden.

[2]) Die Beobachtungen an den zu Vergleichszwecken gehaltenen Schützenfischen ergaben Entsprechendes. Näheres zum Spuckverhalten von *Toxotes*: Vierke 1973.

gen zusammen. Während einige Tiere bereits im Alter von 40 Tagen spuckten, spuckten andere erstmals erst mit 8 Monaten, danach jedoch regelmäßig.

Das Auftreten einer derart starken Anfangsreibung ist eine auffallende Erscheinung. Vor allem erscheint es sonderbar, daß sie gerade im Bereich des Nahrungserwerbs vorkommt. Ihr Auftreten spricht dafür, daß sie Selektionsvorteile bietet. Solange das Verhalten der Fadenfische in der Natur und die Art ihrer Beuteobjekte nicht näher bekannt sind, kann über die Selektionsvorteile der Anfangsreibung nur sehr Hypothetisches gesagt werden. Es ist immerhin denkbar, daß hierdurch gewährleistet ist, daß die Fische nur bei zu geringem Unterwasser-Beuteangebot und bei reichlichem Überwasser-Beuteangebot das Beutespuck-Verhalten aktivieren. Eine derartige Einschränkung des Spuckverhaltens in der Natur wäre ein Selektionsvorteil, wenn intensives Beutespucken für die Fische gefährlich werden kann. Hierdurch könnten vielleicht Überwasserfeinde (z. B. Reiher) schon von weitem auf die Fische aufmerksam werden.

Ermüdungseffekte. Im Versuch 2 (Abb. 10) wurde von der 30. Min. an Futter über die Futterplätze geheftet. Da es sich nur um relativ wenig Futter handelte und dieses auch recht fest haftete, reichten die Spuckerfolge nicht zum Sättigen der hungrigen Tiere aus. Trotzdem ging die Aktivität der Fische nach Erreichen der maximalen Spuckbereitschaft wieder langsam zurück. Nach etwa einer Stunde wurden keine Spuckakte mehr beobachtet. Da die Schlüsselreize (Beuteobjekte) und der Hungerzustand der Tiere sich nur unwesentlich veränderten, dürfte es sich um Ermüdungseffekte handeln. Der gleiche Effekt trat bei ♂ B auch im Versuch 3 (Abb. 11) auf, wo das Tier völlig gesättigt war und Futter im Überfluß neben ihm auf der Wasserfläche schwamm. Aus diesem Grund und aus anderen Erfahrungen dürfte es sich bei dieser Erscheinung nicht um das Ergebnis einer Abdressur infolge zu geringer Spuckerfolge handeln.

Der Versuch 4 (Abb. 12) wurde an einem besonders spuckwilligen Tier vorgenommen, bei dem die Anfangsreibung bereits überwunden war. Man erkennt, daß die Reaktion durch wiederholte Reizdarbietungen sehr schnell an Intensität verlor. Auch hierbei handelte es sich um Ermüdungserscheinungen und sicherlich nicht um das Ergebnis einer Abdressur infolge fehlender Spuckerfolge. Am Anfang war die spezifische Handlungsbereitschaft noch so hoch, daß der Hybride zunächst sogar in den Pausen zwischen den zweiminütigen Attrappendarbietungen an der Futterstelle spuckte (vermutlich Leerlaufhandlung). Leider ist nicht zu klären, worauf die Ermüdungserscheinungen beruhen. Drei Möglichkeiten kommen dafür in Betracht:

1. Absinken der Handlungsbereitschaft durch Verbrauch aktionsspefischer Energie (Zentrale Ermüdung),

2. Empfindlichkeitsverminderung im Bereich der affarenten Nerven (affarente Drosselung, Gewöhnung),

3. motorische Ermüdung.

Vielleicht handelt es sich hierbei um ein Zusammenspiel aller drei Faktoren.

Schlüsselreiz. Schlüsselreiz für das Beutespucken ist ein Objekt, das sich im Luftraum befindet. Je niedriger es über dem Wasserspiegel ist, desto leichter wird eine Spuckreaktion ausgelöst. Bei zu niedrigen Höhen springen die Fische jedoch sehr häufig nach der Beute, um sie im Sprung zu schnappen. Eine langsame, gleichförmige Bewegung des Objekts ist ebenfalls förderlich für das Auslösen der Reaktion. Heftige Bewegungen jagen die Fische dagegen in die Flucht. Aussagen über die optimale Größe der Attrappen sind nicht leicht. Anscheinend werden Attrappen bevorzugt, die übergroß, also nicht mehr portionsgeeignet sind. Das bevorzugte Ansprechen auf „übernormale" Attrappen ist im Tierreich häufig. Die optimale Größe für eine Beuteattrappe bei *Colisa*-Arten dürfte bei Erbsen- bis Bohnengröße liegen. Im Experiment spuckten die Fische fast wahllos alle vorgehaltenen Objekte an: Trockenfutter, Tubifex, Mükkenlarven, aber auch zum Fressen ungeeignete Stücke wie die Hand des Experimentators, eine leere Pinzette oder einen Füllfederhalter. Erst wenn das Objekt durch die Spucktropfen ins Wasser geschwemmt ist, kann der Fisch prüfen, ob das Objekt portionsgerecht oder überhaupt freßtauglich ist.

Ich vermute, daß es sich bei den Objekten für das Beutespucken in der Natur um kleine Würmer, Insekten oder Spinnen handelt, die sich an den Ufern oder auf über dem Wasserspiegel hängenden Pflanzenteilen befinden.

Erfahrung. Um zu klären, welchen Einfluß Erfahrungen auf das Spuckverhalten der Fische haben, untersucht man am besten das Spuckverhalten der Tiere, bei denen erstmalig Beutespucken beobachtet werden konnte. Ich konnte bei diesen Fischen nicht beobachten, daß das Auslösen der weiteren Spuckakte von Spuckerfolgen abhängig war. Es war auch nicht festzustellen, daß „ungeübte" Fische geringere Spuckerfolge hatten als erfahrenere. Diese Feststellungen gelten auch für Tiere, die ohne Gesellschaft wasserspuckender Fische aufgezogen wurden. Es handelt sich beim Beutespucken also sicher zunächst um ein erfahrungslos funktionsgerechtes Verhalten. Sicherlich kann der Angeborene Auslösende Mechanismus (AAM) aber durch Erfahrungen verändert werden (EAAM) und dabei vielleicht an Spezifität gewinnen. Das dürfte von großer Bedeutung für das Verhalten der Tiere in der Natur sein.

Daß beim Beutespucken auch Lernmechanismen mitspielen müssen, zeigt Versuch 1 (Abb. 9). In den ersten 15 Minuten spuckte das Tier mehrmals an der ihm bekannten, noch leeren Futterstelle B. Diese Reaktion wurde offenbar nur durch das Auftauchen des Beobachters ausgelöst, dessen Erscheinen das Tier mit der üblicherweise daraufhin erfolgenden Fütterung am Ort B verband. Auch die Tatsache, daß der Fisch zwischen der 30. und 60. Minute zweimal außer am Ort A (wo sich das Futter befand) auch am alten, immer noch leeren Futterplatz B spuckte, spricht für den Einfluß von Erfahrungen.

Auf S. 91 schrieb ich, daß die Fische willig die Hand des Experimentators anspucken. Vermutlich geschieht das nur deshalb, weil die Fische die Hand mit der Fütterung in Zusammenhang bringen. In der Natur werden sie derart große Objekte, die zudem noch beweglich sind, sicher nicht anspucken, sondern vor ihnen flüchten.

IV. Andere Formen des Wasserspuckens bei *Colisa*-Arten

Während man bei *Toxotes* nur Beutespucken beobachten kann, lassen sich bei den Arten der Gattung *Colisa* weitere Formen des Wasserspuckens aufzeigen.

a) Brutpflegespucken bei Colisa chuna

Bei brutpflegenden *Colisa chuna* ♂ ist manchmal eine sehr interessante Form des Wasserspuckens zu beobachten, das Brutpflegespucken. Das Brutpflegespucken ist seltener als das Beutespucken zu beobachten, da es ein Bestandteil des Fortpflanzungsverhaltens ist. Es tritt — zumindest unter Aquarienverhältnissen — aus noch nicht bekannten Gründen nicht regelmäßig auf. Ich konnte es nur bei 4 von 10 Laichvorgängen feststellen. Einmal konnte ich dieses Verhalten in allen Einzelheiten filmen. Aus der Literatur ist mir nur eine entsprechende Beobachtung bekannt (Hoffmann 1967). — Das Brutpflegespucken tritt unabhängig davon auf, ob die Tiere vorher schon mal nach Beute gespuckt haben. Beziehungen zwischen diesen beiden Formen des Wasserspuckens konnte ich nicht finden [1].

Zum Verständnis des folgenden kurz etwas zum Fortpflanzungsverhalten der Tiere. Die Fadenfisch-♂ bauen im Zentrum ihres Reviers ein an der Wasseroberfläche schwimmendes Nest aus kleinen, von erhärtetem Maulsekret umgebenen Luftbläschen. Größe und Form des Nestes und die Verwendung zusätzlichen Pflanzenmaterials ist artcharakteristisch. *C. lalia* baut relativ kleine, kuppelartig gewölbte Schaumnester unter reichlicher Verwendung von pflanzlichen Niststoffen, während *C. chuna* meist

[1]) S. dazu den Nachtrag, S. 104.

sehr große, flächige Schaumnester ohne Benutzung von Pflanzenmaterial anlegt.

Wenn das ♂ in seinem Territorium ein ♀ gefunden hat, muß sein aggressives Territorialverhalten in Werbe- und Paarungsverhalten übergeführt werden, bevor das Ablaichen erfolgen kann. Forselius (1957) hat die hierfür notwendigen Auslöser des paarungsbereiten ♀ ausführlich beschrieben. Die Partner laichen unter dem Schaumnest ab, wobei das ♂ sein ♀ umschlingt. Nach der Paarung löst das ♂ seine Umklammerung, und das ♀ zieht sich aus der Nähe des Nestes zurück. Da die Eier spezifisch leichter als Wasser sind, steigen sie zum Nest hoch. Eier, die noch im Wasser treiben, werden vom ♂ ins Maul genommen und zum Nest gebracht. Zu einem gesamten Laichvorgang gehören zahlreiche Paarungsakte, wobei mehrere hundert Eier abgelegt werden. Wenn der Laichvorrat des ♀ erschöpft ist, wird es vom ♂ verjagt. Um die Pflege des Laichs und der nach etwa einem Tag schlüpfenden Larven kümmert sich ausschließlich das ♂.

Das Brutpflegespucken der *C.-chuna*-♂ hängt mit dem Einsammeln der kleinen, glasklaren Eier zusammen, die nach dem Ablaichen unter dem großen, flächigen Schaumnest treiben. Das ♂ trägt die Eier normalerweise zu einem Laichhaufen zusammen. Dazu werden die Eier ins Maul genommen und dabei mit dem gleichen klebrigen Sekret umgeben, das auch die Luftblasen des Schaumnestes umgibt und haltbar macht. Die derart behandelten Eier bleiben aneinander haften. Solch ein kompakter Laichhaufen, der meist aus mehreren 100 Eiern besteht, ist gewöhnlich etwa kirschkerngroß. Ein aus besonders vielen Eiern zusammengesetzter Haufen hatte bei 9 mm Höhe einen Durchmesser von 25 mm. Die so zusammengetragenen Eier sind besser als vorher geschützt, da sie nun nicht mehr durch Wasserströmungen abgetrieben werden können. Bei nicht eingesammelten Eiern genügen dazu schon geringste Wasserbewegungen. Außerdem ist der kleine Laichklumpen für den ebenfalls kleinen Fisch leichter zu verteidigen als das ganze Schaumnest, das immerhin einen Durchmesser von 20 cm erreichen kann.

Viele *C.-chuna*-♂ erleichtern sich das Auffinden der unter dem Schaum treibenden Eier durch Wasserspucken. Sie spucken dazu eine Salve ES in die Luft. Das in das Schaumnest zurückfallende Spuckwasser reißt die unter dem Schaum schwimmenden Eier 1 bis 3 cm in die Tiefe. Sofort nach dem Spucken jagt das ♂ zu den nach unten treibenden Eiern, die durch die Bewegung jetzt wesentlich leichter aufzufinden sind als vorher.

Abbildung 14 gibt einen Spuckakt eines brutpflegenden *C.-chuna*-♂ und das anschließende Eieraufsammeln wieder. Die Bilder sind aus einem Film herausgezeichnet. Der zeitliche Abstand der aufeinanderfolgenden Bilder beträgt 0,22 sec. Tabelle 8 enthält ergänzende Daten zu den Bildern. Der

Spuckakt bestand aus 7 ES. Die Spuckfrequenz war, wie bei *C. chuna* üblich, außerordentlich hoch. Sie lag zwischen 11 und 18 ES/sec. Wie beim Beutespucken ist der Abstand zwischen den ES in der Mitte des Spuckakts am kürzesten. Ebenso ist die Kraft, mit der die ersten ES herausgepreßt werden, geringer als die der nachfolgenden.

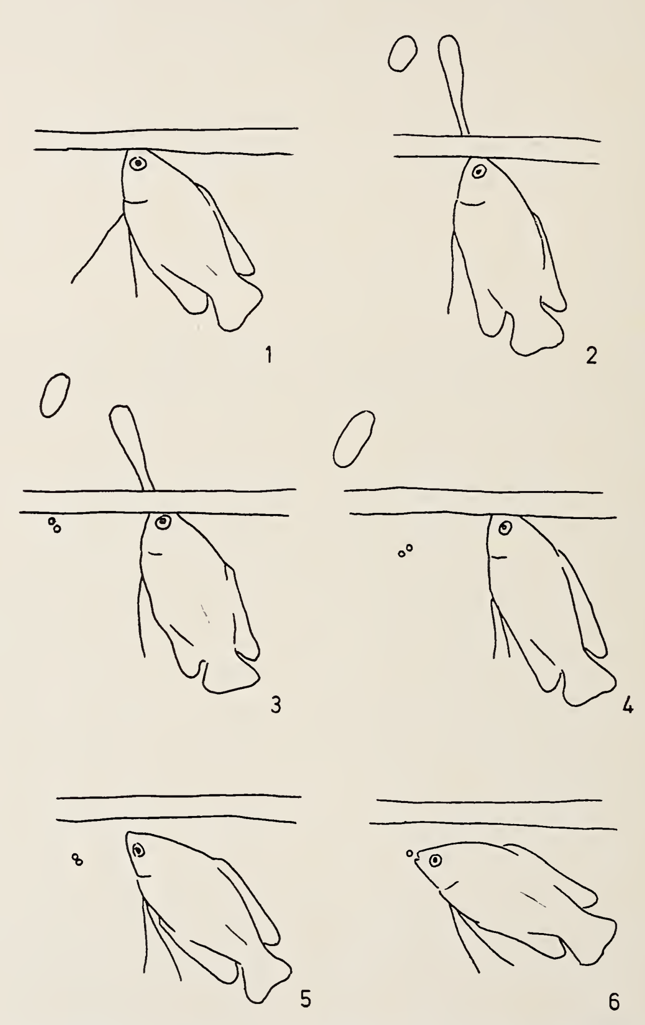


Abb. 14. Brutpflegendes *C.-chuna*-♂. Umrißgetreue Nachzeichnung nach Filmeinzelbildern. Zeitlicher Abstand von Bild zu Bild 0,22 sec. Bild 2 zeigt die ES 2 und 3, Bild 3 ES 4 und 5 und Bild 4 ES 7 (vgl. Tab. 8). Die Bilder 3—6 zeigen die durch den ES 3 ins tiefere Wasser gerissenen Eier, die sofort vom Fisch aufgenommen werden (Bild 6).

Tabelle 8: Brutpflegespucken von *Colisa chuna*. Auswertung eines aus 7 ES bestehenden Spuckaktes (nach S 8-Film)

ES Nr.	Zeitdifferenz zu vorher- gehendem ES (in sec)	β°	Spuck- höhe (in mm)	Spuck- weite (in mm)	Bemerkung
1	—	62	10	15	
2	0,077	71	26	15	
3	0,056	72	31	16	2 Eier ca. 1 cm tief ins Wasser gestrudelt
4	0,067	70	29	22	
5	0,083	68	27	25	
6	0,083	66	24	28	
7	0,091	64	21	34	

Spuckhöhe und Spuckweite sind durch die Spuckkraft, die der Anfangsgeschwindigkeit der ES entspricht, und durch den Winkel γ bedingt. γ wird bei konstantem Winkel α durch den Winkel β bestimmt (vgl. hierzu Abb. 4). Die Angaben für β in der Tab. 8 zeigen, daß sich der Fisch während der ersten drei ES um 10° steiler gestellt hat, danach aber flacher. Der Winkel β verkleinert sich von 72° auf 64°. Eine Verkleinerung von β während eines Spuckakts kommt beim Beutespucken nur sehr selten vor (vgl. Tab. 4). Hier erweist sich das Verhalten als sinnvoll, denn durch das Flacherstellen nimmt die Spuckweite bei annähernd gleicher Spuckkraft zu, was eine Streuung der Einschlagstellen bedingt (vgl. Tab. 8, Spuckweite).

Colisa chuna neigt offenbar mehr als andere Aquarienfische zu Degenerationserscheinungen. Das drückt sich in Mißbildungen und Kleinwüchsigkeit aus und auch darin, daß die ♀ oftmals Schwierigkeiten haben, ihren Laich abzugeben. Das erschwerte meine Untersuchungen zum Brutpflegespucken, zumal das Spucken nicht bei allen Laichvorgängen zu beobachten ist. Daher können die im folgenden gezeigten Protokolle nicht als völlig typisch gelten. Die Anzahl der Scheinpaarungen (Umschlingungsreaktionen der Partner ohne erfolgten Eiausstoß) war größer als üblicherweise, die Zahl der Paarungen und der schließlich abgegebenen Eier dagegen geringer. Nach meinen Erfahrungen mit anderen *C. chuna*, bei denen diese Schwierigkeiten nicht aufgetreten waren (wo ich Filmaufnahmen gemacht hatte und daher kein so genaues Protokoll führen konnte), kann ich aber sagen, daß die Protokolle trotz der eben gemachten Einschränkungen typisches Spuckverhalten des brutpflegenden ♂ zeigen.

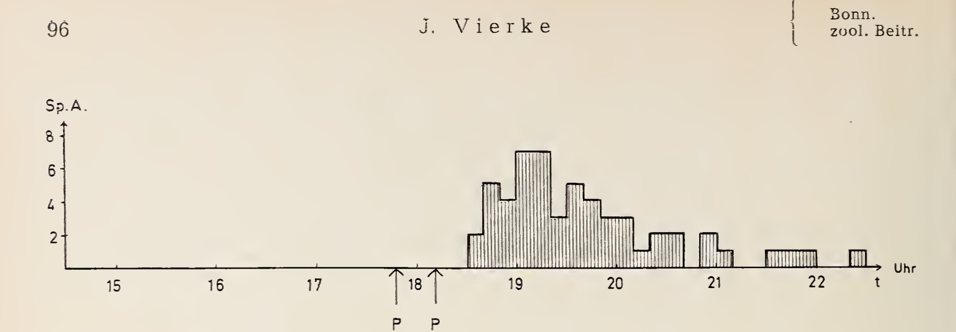


Abb. 15. Brutpflegespucken eines *C.-chuna*-♂. Die Höhe der Säulchen zeigt die Anzahl der Spuckakte (Sp.A.) im Zeitraum von 10 Min. P = Paarung.

Ein *C.-chuna*-Paar wurde in einem gut bepflanzten Aquarium mit den Maßen 50 x 25 (Wasserfläche) x 28 cm gehalten.

Der erste Spuckakt erfolgte um 18.32 Uhr. Seitdem wurde genau Protokoll geführt. Nach der Anzahl der Spuckakte in jeweils 10 Min. entstand das Diagramm (Abb. 15). Der erste Spuckakt erfolgte 43 Min. nach der ersten Paarung und 21 Min. nach der zweiten. Es ist in diesem Zusammenhang interessant, daß die erste Paarung nur 4 Eier, die zweite jedoch ca. 30 Eier gebracht hat. Das Diagramm zeigt den Zusammenhang zwischen dem Beginn der Spuckakte und dem Vorhandensein einzusammelnder Eier. Man erkennt ferner, daß hier genau wie beim Beutespucken eine gewisse Anlaufzeit (hier ¹/₄ Std) bis zum intensivsten Wasserspucken nötig war. Danach flaute die Spuckintensität langsam ab. Ein Grund für den langsamen Rückgang der Spuckakte kann im Abnehmen der Auslöser (vermutlich die abnehmende Zahl der einzusammelnden Eier) gesehen werden. Sicher spielen dabei aber noch zusätzlich, vielleicht sogar ausschließlich, Ermüdungserscheinungen eine Rolle. Am Tage nach dem Ablaichen wurden die Fische intensiv beobachtet. Es konnte kein einziger Spuckakt mehr festgestellt werden.

Die meisten Spuckakte fanden in der ersten Stunde nach Auftreten des ersten Spuckaktes statt. Abbildung 16 zeigt eine Skizze, die die Ausdehnung des Nestes angibt und die zeigt, wo, wann und wohin das *C.-chuna*-♂ während der ersten Stunde gespuckt hat. Es wird deutlich, daß die ersten Spuckakte direkt im Nestzentrum stattgefunden haben. Dort hatten die Paarungen stattgefunden, und dort waren gewiß die meisten Eier zu finden. Etwa an dieser Stelle wurden die Eier dann auch zum Laichhaufen zusammengetragen. In der zweiten halben Stunde spuckte der Fisch vorwiegend in den Außenbezirken des Nestes. Er spuckte meist von außerhalb in das Schaumnest hinein. So wurde er beim Spucken nicht durch die Schaumblasen des Nestes gestört. Auch vorher, als er im Nest selbst spuckte, mußte er sich schaumfreie Partien suchen, von denen er spucken konnte. Solche kleinen Lücken kommen in diesen Nestern häufig vor. Es

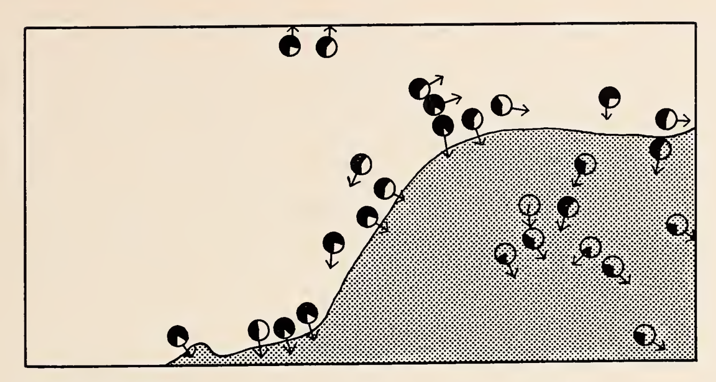


Abb. 16. Brutpflegespucken eines *C.-chuna*-♂. Derselbe Vorgang wie auf Abb. 15. Aufsicht auf die Wasserfläche des Aquariums (50 × 25 cm). Dunkle Fläche: Schaumnest. Diese Darstellung zeigt Ort, Richtung (Pfeil) und Zeitpunkt der Spuckakte für eine Stunde vom Zeitpunkt des ersten Spuckaktes an. Die schwarze Kreisfläche gibt an, wieviel Zeit seit dem ersten Spuckakt vergangen ist (ganz schwarz: 60 Min.).

fällt auf, daß der Fisch oft auch in Richtung auf die Aquarienscheiben spuckte. Wenn die auftreffenden Tropfen von der Scheibe ins Wasser rinnen, reißen sie oft die Eier mit in die Tiefe, die sich dort an der Grenzfläche angesammelt haben. Da das Oberflächenhäutchen des Wassers an hydrophilen Grenzflächen wenige Millimeter hochsteigt, sammeln sich dort die kleinen, unter dem Oberflächenhäutchen schwimmenden Eier besonders leicht an.

b) Wasserspucken beim Schaumerzeugen

Mehrmals habe ich bei schaumnestbauenden *Colisa-fasciata*-♂ Spuckakte beobachtet und auch gefilmt. Die Fische stellen sich zum Produzieren der Schaumblasen in charakteristischer Stellung am Wasserspiegel auf. Durch Abspreizen der Kiemendeckel saugen sie durch das weit geöffnete Maul, dessen Öffnung z. T. aus dem Wasser herausragt, zugleich sowohl Luft als auch Wasser in die Mundhöhle. Bruchteile einer Sekunde später werden durch Zusammenpressen der Kiemendeckel wieder Wasser und Luft aus dem Maul entlassen; die Luft aber in Form von sekretumhüllten Bläschen. Die Fische können minutenlang an der Wasserfläche stehen und auf diese Weise Schaum produzieren („Schaumschöpfen"). Nicht selten habe ich beobachtet, daß die gerade beschriebenen Pumpbewegungen übergangslos zu solchen Pumpbewegungen werden können, die typisches Wasserspucken bewirken. Das heißt also, daß das Wasser dann mit größerer Kraft aus dem Maul herausgepreßt werden muß. Man muß erwarten, daß die Kiemendeckel dazu schneller als beim Schaumabpressen zusammengedrückt werden. Tatsächlich geht das auch aus der Auswertung der Filmaufnahmen hervor. Es zeigt sich dabei, daß langsa-

mere Schöpfbewegungen (Frequenz 2,6 bis 4,5) übergangslos durch Beschleunigen der Kiemendeckelbewegungen (Frequenz 7 bis 11) zum Wasserspucken führen können. Die Spuckakte sind ebenso wie beim Beute- und Brutpflegespucken aus mehreren ES zusammengesetzt.

Ich glaube, daß das Wasserspucken in diesem Fall keine „sinnvolle" Funktion zu erfüllen hat. Es ist offenbar rein mechanisch durch die übermäßige Frequenzerhöhung beim Schaumproduzieren entstanden. Letzteres könnte durch besonders hohe reaktionsspezifische Energie bewirkt sein.

V. Diskussion zur Evolution des Wasserspuckens bei Arten der Gattung *Colisa*

Beim Beutespucken der *Colisa*-Arten konnten nur quantitative Unterschiede zwischen den Arten aufgewiesen werden. Zweifellos handelt es sich dabei um homologe Verhaltensweisen. Hierzu ist wohl auch das nicht näher untersuchte Beutespucken von *Trichogaster trichopterus* homolog.

Ich sehe zwei Wurzeln, aus denen das Beutespucken der *Colisa*- und *Trichogaster* — Arten entstanden sein könnte.

a) Spucken beim Schaumschöpfen. Mehrmals wurde beobachtet, daß das Schaumschöpfen bei *Colisa fasciata* übergangslos zu Pumpbewegungen führte, die typisches Wasserspucken bewirkten (s. o.) Gegen diese Ableitung spricht die Geschlechtsgebundenheit des Schaumschöpfens. Beutespucken wird dagegen bei beiden Geschlechtern beobachtet. Wahrscheinlicher erscheint mir die folgende Ableitung.

d) Futterschöpfen. Auf diese spezifische Verhaltensweise der Fadenfische war bisher nicht näher eingegangen worden. *Colisa*- und *Trichogaster*-Arten (aber auch einige Fische aus anderen Familien) können durch Saugbewegungen mit den Kiemendeckeln kleine Partikel von der Wasseroberfläche abschöpfen. Der Mechanismus dieser Saugbewegungen ist ohne Zweifel bei allen *Colisa*- und *Trichogaster*-Arten identisch. Er ist nur schwer zu durchschauen, da das Wasser während des Pumpens sowohl durch die Kiemenöffnungen als auch durch die Maulöffnungen in beiden Richtungen strömt. Ich habe bei der Filmanalyse versucht, die Schließ- und Öffnungsbewegungen von Maul und Kiemendeckeln zu verfolgen und auf Grund dieser Verhältnisse die Wasserströmungen in der Maul- und Kiemenhöhle zu rekonstruieren (Abbildung 17 a und b).

Bei 1 ist das Maul noch weit geöffnet, die Kiemendeckel sind fest geschlossen. Bei 5 wird das Maul schnell geschlossen, und die Kiemendekkel werden langsam geöffnet, wodurch Wasser durch die Kiemenöffnun-

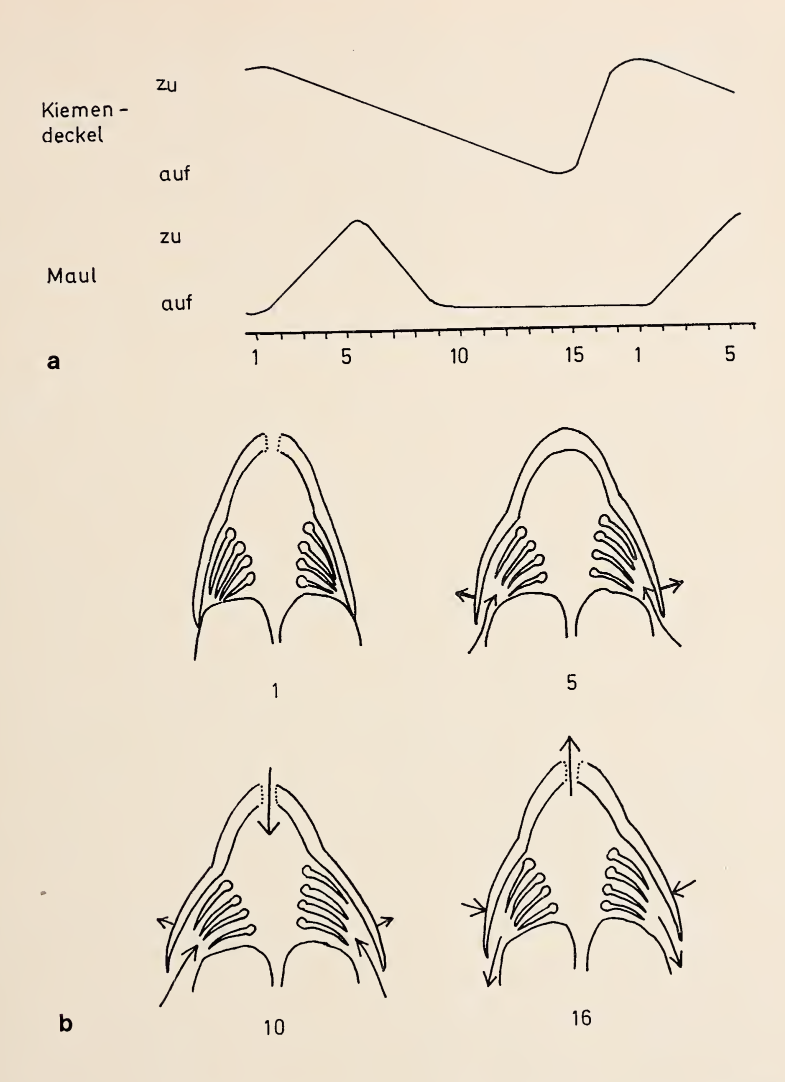


Abb. 17. Futterschöpfen eines *Trichogaster leeri.* Analyse nach 16 mm-Film (48 Bilder/sec.)

a) Schließ- und Öffnungsbewegungen von Maul und Kiemendeckeln. Die Zahlen entsprechen jeweils einem Filmeinzelbild und damit einem zeitlichen Abstand von 1/48 sec.

b) Horizontalschnitt durch die Maul- und Kiemenhöhle während des Futterschöpfens (schematisch; die Maulöffnung gestrichelt, da sie in diesem Schnitt eigentlich nicht erfaßt wird). Die Zahlen beziehen sich auf die entsprechenden Stadien in Abb. 17 a. Die Pfeile zeigen die jeweiligen Strömungsrichtungen des Wassers an sowie die Bewegungen der Kiemendeckel.

gen angesaugt wird. Bei 8 ist das Maul bereits wieder auf, während das Öffnen der Kiemendeckel weitergeht. Durch den jetzt entstehenden Unterdruck wird nicht nur durch die Kiemenöffnungen, sondern auch durch das Maul Wasser angesogen. Bei 17 ist das Maul immer noch geöffnet. Jetzt werden die Kiemendeckel schnell geschlossen, wodurch sowohl aus dem Maul, als auch aus den Kiemenöffnungen Wasser herausgepreßt wird. Von etwa 7 bis 14 wird also der Wasserfilm mit den darauf schwimmenden Futterteilchen durch die Maulöffnung aufgenommen. Bei 14 kehren sich die Strömungsverhältnisse um, da das Wasser in der Mundhöhle durch den Druck der Kiemendeckel herausgepreßt wird. Was mit den Futterteilchen im Innern des Maules geschieht, kann ich nicht sagen.

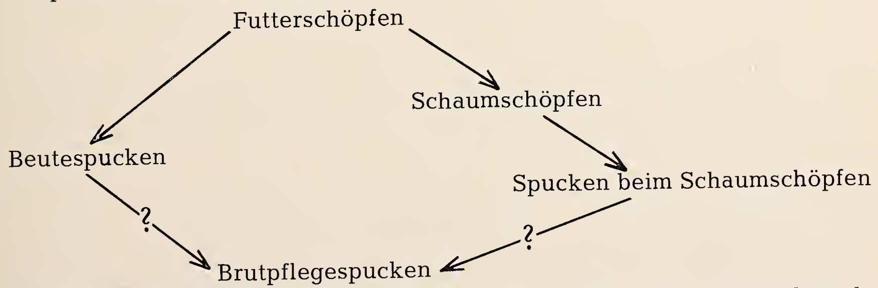
Das Futterschöpfen kann man mit einem einfachen Modell nachahmen, z. B. mit einem kleinen Gummiball, in den drei Öffnungen hineingeschnitten sind, die die Funktionen von Maul- und Kiemenöffnungen demonstrieren. Wenn eine Öffnung an die Wasser-Luft-Grenze gehalten wird, die beiden anderen unter Wasser, dann kann man mit langsamen Pumpbewegungen die oben beschriebenen Strömungsverhältnisse erzielen. Wenn man diese Pumpbewegungen verstärkt und vor allem beschleunigt, kann man mit diesem Modell typisches Wasserspucken nachahmen. Dabei kann die „Maul"-Öffnung ruhig aus dem Wasser herausragen. Dann muß das Wasser beim Öffnen und Abspreizen der Kiemendeckel nach dem Prinzip „verbundener Gefäße" durch die Kiemenöffnungen nachströmen. Der beschriebene Mechanismus zeigt, daß keine morphologischen Spezialanpassungen für das Wasserspucken vorhanden sein müssen. Anatomische Untersuchungen zeigten auch keine Besonderheiten im Bau der Maul- und Kiemenhöhle der Anabantiden, die mit dem Spucken in Verbindung gebracht werden könnten. Von der Morphologie her müßte jeder Fisch nach *Colisa*-Art spucken können.

Ich bin der Meinung, daß zumindest das Beutespucken aus dem Futterschöpfen hervorgegangen ist. Tatsächlich kann man auch in einzelnen Fällen bei futterschöpfenden Fischen sehen, daß bei schnellem Schließen der Kiemendeckel ein Wassertropfen über den Wasserspiegel steigt. Ein noch gewichtigeres Argument scheint mir jedoch eine andere Beobachtung zu sein: In etwa der Hälfte der Fälle wird der Spuckakt eines Beutespuckers durch solche Schöpfbewegungen an der Wasseroberfläche eingeleitet, während der Fisch schon das Beuteobjekt anvisiert. Es wird bei diesen Schöpfbewegungen natürlich kein Futter wie beim echten Futterschöpfen aufgenommen. Mit dem Schnellerwerden der Kiemendeckelbewegungen werden schließlich die ES herausgepreßt. Abbildung 8 zeigt, daß mit zunehmender Frequenz des Kiemendeckelschließens (abzulesen an den Abständen der schwarzen Quadrate unter der Zeitabszisse) aus den Schöpfbewegungen Wasserspucken entsteht.

Aufschlußreich ist auch das Verhalten von regelmäßig und häufig futterschöpfenden Fischen, bei denen noch kein Wasserspucken beobachtet werden konnte: *Trichogaster leeri*, aber auch andere *Trichogaster* -Arten, reagieren auf Beuteobjekte im Luftraum, indem sie sich durch binokulares Anpeilen der Beute auf sie ausrichten und dann intensiv futterschöpfen. Es hat den Anschein, als wollten sie auf diese Weise die Beute erlangen. Eine Beschleunigung der Schöpfbewegungen würde zum Wasserspucken führen.

Weiterhin spricht für diesen Ableitungsversuch, daß alle wasserspukkenden Arten auch futterschöpfen können. Dagegen konnte ich bei den Arten der Gattungen *Trichopsis, Belontia, Betta* und *Macropodus* nie Futterschöpfen beobachten oder dieses Verhalten im Versuch auslösen. Das würde erklären, warum bei ihnen auch kein Beutespucken beobachtet werden konnte. In diesem Zusammenhang sollte auch erwähnt werden, daß sie auch den Schaum für ihre Nester auf völlig andere Weise produzieren als die *Colisa*-Arten. Von *Belontia* kann ich letzteres allerdings nicht sagen, da ich Fische aus dieser Gattung noch nicht beim Schaumnestbau beobachtet habe. Die Schaumnester der *Trichopsis-, Macropodus-* und *Betta*-Arten bestehen aus einzeln zusammengetragenen Blasen, die jeweils durch einmaliges Luftaufnehmen entstanden sind. Beim Schaumerzeugen der Arten der Gattung *Colisa* gibt es zwar artspezifische Unterschiede, doch sind für alle *Colisa*-Arten die bei *C. fasciata* beschriebenen Schöpfbewegungen typisch (vgl. S. 97). Offenbar gleicht das Schaumschöpfen in der Mechanik dem Futterschöpfen. Ich möchte es daher wie das Beutespucken vom Futterschöpfen ableiten.

Wie bereits auf S. 97 erwähnt, kann das Schaumschöpfen bei Frequenzerhöhung in Wasserspucken übergehen. Es ist daher denkbar, daß sich hieraus das Brutpflegespucken entwickelt hat. Ebensogut ist aber auch eine Ableitung des Brutpflegespuckens von Beutespucken möglich. Somit ergäbe sich das folgende hypothetische Ableitungsschema für das Wasserspucken der Fadenfische:



Es spricht m. E. einiges für die Hypothese, daß das Wasserspucken der Anabantiden vom Futterschöpfen abzuleiten ist. Ich bin jedoch sicher, daß das dem Beutespucken der Fadenfische analoge Beuteschießen der Schützenfische auf andere Art entstanden ist.

Zusammenfassung

1. Wasserspucken als arttypisches Verhalten konnte bei einigen Arten der Familie Anabantidae erstmals nachgewiesen werden *(Colisa lalia, C. fasciata, C. chuna, Trichogaster trichopterus)*. Für die Untersuchung wurden 280 m Filmaufnahmen hergestellt und ausgewertet.

2. Die Anabantiden spucken im typischen Fall in Salven. Ein derartiger Spuckakt setzt sich aus 1—13 Spucktropfen (ES) zusammen.

3. Die Spuckfrequenz (Anzahl der ES/sec) ist arttypisch. Sie nimmt mit zunehmendem Alter der Fische ab. Die maximale Spuckhöhe entspricht etwa der Gesamtlänge eines Fisches. Bei Artbastarden *(Colisa fasciata × lalia)* war eine Intensivierung des Spuckvermögens festzustellen.

4. Das Wasser wird durch Abspreizen der Kiemendeckel angesaugt und durch deren Zusammendrücken aus dem Maul herausgepreßt.

5. Das Wasserspucken dient in den meisten Fällen dem Erwerb von Beuteobjekten im Luftraum (Beutespucken). Das Beutespucken tritt bei beiden Geschlechtern auf.

6. Zum Beutespucken schwimmen die Fische möglichst senkrecht unter das Beuteobjekt. Dann wird wegen der kurzen Entfernung die Spuckkraft am besten ausgenutzt und die Wirkung der Lichtbrechung weitgehend ausgeschaltet. Unter diesen Umständen werden die besten Trefferfolge erzielt.

7. Der Winkel zwischen der Körperlängsachse der Fische und der Spuckrichtung ist weitgehend konstant. Oft stellen sich die Fische während eines Spuckaktes steiler. Dadurch wird die Spuckrichtung kontinuierlich geändert, was die Trefferwahrscheinlichkeit beim Beutespucken erhöht.

8. Schlüsselreiz beim Beutespucken ist ein nicht zu großes Objekt im Luftraum. Sein Auslösewert wird durch leichte Bewegung und niedrigeren Abstand vom Wasserspiegel gesteigert. Farbe und Form eines Objektes sind nur von geringer Bedeutung. Die Beute wird erst im Wasser auf ihre Freßtauglichkeit geprüft.

9. Das Beutespucken ist desto leichter auszulösen, je häufiger die Fische vorher schon gespuckt haben (Anfangsreibung). Das Erstauslösen des Spuckverhaltens ist am schwierigsten. Der biologische Sinn dieses Verhaltens wird diskutiert.

10. Eine direkte Abhängigkeit der Spuckbereitschaft vom Spuckerfolg konnte nicht nachgewiesen werden. Dennoch kann der AAM offenbar durch Erfahrungen verändert werden und dabei an Spezifität gewinnen.

11. Brutpflegende *Colisa-chuna*-♂ erleichtern sich nach dem Ablaichen das Einsammeln der Eier oft durch Wasserspucken (Brutpflegespucken).

12. Es wird versucht, das Wasserspucken der Anabantiden vom Futterschöpfen an der Wasseroberfläche abzuleiten. Diese Art des Futtererwerbs wird eingehend in seiner Mechanik beschrieben. Die Zusammenhänge zwischen Futterschöpfen und Beutespucken werden diskutiert.

Summary

1. Spitting of water as a specific behaviour was first detected in some species of the Fam. Anabantidae *(Colisa lalia, C. fasciata, C. chuna, Trichogaster trichopterus)*. In order to study this 280 m film shots were produced and evaluated.

2. A characteristic of the anabantids is that they spit in bursts. Such an act of spitting consists of 1—13 drops of spit (ES).

3. The frequency of spitting (number of ES/sec) is specific. It decreases as the fishes grow older. The maximum height reached by the spit correspondends roughly to the full lenght of a fish. In hybrids (*Colisa fasciata* × *lalia*) an intensification of the capacity to spit was observed.

4. By expanding the opercula the fish sucks in water and by contracting it forces the water out of its mouth.

5. In most cases the spitting of water is a means for catching objects of prey in the air (Spitting for prey). This spitting appears in both sexes.

6. When spitting for prey, the fishes swim as far as is possible vertically below the object. Because of the short distance the power of the spit can so be put to the fullest use and the effects of refraction of light considerably eliminated. These conditions are most favourable for successfully reaching the target.

7. The angle between the longtitudinal angle of the fish's body and the direction of the spit is predominantly constant. Often while in the act of spitting the fish stibbens its body into an even more vertical position. Thus increases the likehood of the fish reaching its target when spitting for prey.

8. Sign stimulus is a small object in the air (Spitting for prey). Gentle movement and a short distance from the surface increase its releasing value. The colour and form of an object are minor importance only. The fish does not decide on the fitness and quality of the object of prey as food until it is in the water.

9. The more frequently the fishes have already spat for prey, the more easier this becomes. The first process of spitting is most difficult. The biological significance of this behaviour is discussed.

10. A direct dependance of the motivation to spit on the success of the process could not be proved. However the innate releasing mechanism can apparently be altered by experience, thereby increasing in specificness.

11. Masculine *Colisa chuna* frequently render the collecting of eggs after spawning easier by spitting water.

12. An attempt is made to relate the spitting of water in anabantids to the obtaining of food from the surface. The mechanics of this method of obtaining food is described in detail. The connections between the obtaining of food and the spitting for prey are discussed.

Literatur

Brecher, G. A. (1932): Die Entstehung und biologische Bedeutung der subjektiven Zeiteinheit, — des Moments. Z. vgl. Physiol. 18: 204—243

Forselius, S. (1957): Studies of Anabantid Fishes. Zool. Bidr. Uppsala 32: 93—597

Hediger, H., und H. Heusser (1961): Zum „Schießen" des Schützenfisches, *Toxotes jaculatrix*. Natur u. Volk 91: 237—243

Hoffmann, H. (1967): *Colisa chuna* ist empfehlenswert. Die Aquarien- u. Terrarien-Zeitschr. 20: 172—173

Lamprecht, J. (1971): Verhalten. In. Das Leben, 591—653. Herder; Freiburg, Basel, Wien

Lissmann, H. W. (1932): Die Umwelt des Kampffisches (*Betta splendens* Regan). Z. vgl. Physiol. 18: 65—111

Lüling, K. H. (1958): Morphologisch-anatomische und histologische Untersuchungen am Auge des Schützenfisches *Toxotes jaculatrix* (Pallas 1766) (Toxotidae), nebst Bemerkungen zum Spuckgehaben. Z. Morph. Ökol. Tiere 47: 529—510

— (1969): Das Beutespucken von Schützenfisch *(Toxotes jaculatrix)* und Zwergfadenfisch *(Colisa lalia)*. Bonn. Zool. Beitr. 4: 416—422

Meinken, H. (1970): Labyrinthfische. In: Grzimeks Tierleben V, 215—226. Kindler, Zürich.

Neupert, D. (1968): Die Gattung *Colisa* (Cuv. u. Val.). Aquarien-Terrarien 15: 208

Piccioli, A. R. (1964): Sexual and nest discrimination in anabantid fishes of the genera *Colisa* and *Trichogaster*. Ecol. Monogr. 34: 53—77

Quitschau, K. (1970): Warum spuckt *Colisa chuna?* Aquarien-Terrarien 17: 112—115

Richter, H. J. (1970): „Schützenfisch" — *Colisa lalia*. Aquarien-Terrarien 17: 97

Schröder, H. (1969): Spuckt nur der Schützenfisch? Eine Ergänzung. Aquarien-Terrarien 16: 312

Schwabe, R. (1968): Spuckt nur der Schützenfisch? Aquarien-Terrarien 15: 101

— (1969): Zum Spucken von *C. labiosa* und *T. trichopterus*. Aquarien-Terrarien 16: 312

Vierke, J. (1969 a): Zielstrebige Spuckhandlung eines Zwergfadenfisches *(Colisa lalia)*. Bonn. Zool. Beitr. 4: 408—414

— (1969 b): „Schützenfisch" *Colisa lalia*. Die Aquarien- und Terrarien-Zeitschr. 22: 300—304

— (1970): Das Spucken der Labyrinthfische. Aquarien-Terrarien 17: 224—227

— (1971): Spuckende Fische. Aquarien-Magazin 5: 67—69

— (1972): Halb *lalia*, halb *fasciata*. Das Ergebnis einer Artkreuzung. Aquarien-Magazin 6: 156—160

— (1973): Schützenfische. Aquarien-Magazin 7, H. 8.

Wickler, W. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zool. 13: 303—365

— (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G.: Die Evolution der Organismen. 420—507. Fischer, Stuttgart.

Nachtrag

Nach Abschluß dieser Arbeit konnte ich noch eine Beobachtung machen, die die Beziehungen zwischen Beute- und Brutpflegespucken deutlicher werden läßt.

Direkt nach dem Ablaichen eines *C.-lalia*-Paares wurde das brutpflegende ♂ entfernt und das Schaumnest mit dem Laich dem ♀ überlassen. Das ♀, das normalerweise durch das ♂ vom Nest ferngehalten wird, begann wenig später damit, das Nest zu zerstören und den Laich zu fressen. Zum Auffinden der Eier bediente es sich der Methode, die bisher nur bei brutpflegenden *C.-chuna*-♂ beobachtet wurde (S. 92 ff.). Während einer Stunde wurden ca. 40 Spuckakte beobachtet. Bei früheren gleichartigen Experimenten hatten kannibalische *C.-lalia*-♀ ihre Eier nicht auf diese Weise gesucht. Es handelt sich hierbei also um eine neue Variante des Beutespuckens.

Anschrift des Verfassers: Dr. Jörg Vierke, 225 Husum, Adolf-Menge-Str. 22

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Vierke Jörg

Artikel/Article: Das Wasserspucken der Arten der Gattung Colisa (Pisces: Anabantidae) 62-104